

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MILA FERRAZ DE OLIVEIRA MARTINS

PADRÕES MORFOLÓGICOS EM FORMIGAS DE SOLO (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE): UM ENFOQUE EM FORMIGAS HIPOGEICAS

CURITIBA

2021

MILA FERRAZ DE OLIVEIRA MARTINS

PADRÕES MORFOLÓGICOS EM FORMIGAS DE SOLO (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE): UM ENFOQUE EM FORMIGAS HIPOGEICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia (PGENTO), Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do grau de Doutora em Ciências Biológicas – Ênfase em Entomologia.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo M. Feitosa

CURITIBA

2021

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Rosilei Vilas Boas – CRB/9-939).

Martins, Mila Ferraz de Oliveira.

Padrões morfológicos em formigas de solo (Hymenoptera: Formicidae):
um enfoque em formigas hipogeicas. / Mila Ferraz de Oliveira Martins. –
Curitiba, 2020.
79 f. : il.

Orientador: Rodrigo M. Feitosa.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
(Entomologia).

1. Formiga. 2. Morfologia (Animais). 3. Locomoção animal. 4. Fauna do
solo. I. Título. II. Feitosa, Rodrigo M. III. Universidade Federal do Paraná.
Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas (Entomologia).

CDD (20. ed.) 595.796

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ENTOMOLOGIA) da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **MILA FERRAZ DE OLIVEIRA MARTINS** intitulada: **Padrões morfológicos em formigas de solo (Hymenoptera: Formicidae): um enfoque em formigas hipogeicas**, sob orientação do Prof. Dr. RODRIGO DOS SANTOS MACHADO FEITOSA, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 21 de Maio de 2021.

Assinatura Eletrônica

24/05/2021 14:00:46.0

RODRIGO DOS SANTOS MACHADO FEITOSA

Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

25/05/2021 01:29:29.0

ALEXANDRE CASADEI FERREIRA

Avaliador Externo (OKINAWA INSTITUTE OF SCIENCE AND
TECHNOLOGY GRADUATE UNIVERSITY)

Assinatura Eletrônica

28/05/2021 17:50:26.0

ROGERIO ROSA DA SILVA

Avaliador Externo (MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI)

Assinatura Eletrônica

24/05/2021 14:25:00.0

KAREN NEVES

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA)

Assinatura Eletrônica

25/05/2021 15:16:59.0

ANANZA MARA RABELLO

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO SUL E SUDESTE
DO PARÁ)

À todas, todos e todes que desistiram da carreira acadêmica por não se sentirem pertencentes a este espaço. Àqueles que acreditam na educação pública e de qualidade como direito fundamental e que lutam para que as universidades e institutos de ensino superior sejam democráticos e diversos, de fato. A vocês, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a mim. Pode parecer um tanto egoísta, mas só eu sei de todas as barreiras (físicas, emocionais, estruturais, econômicas) enfrentadas ao longo de todo o processo de titulação e me sinto grata por não ter desistido (pois motivos e incentivos para tal não faltaram). Foram momentos intensos da alegria ao desespero, erros, aprendizados, mas consegui superar esses obstáculos e chegar aqui hoje. Por maior o apoio que tenha recebido de outras pessoas, o meu próprio foi fundamental.

A meus irmãos Marcel e Vitor, meu pai, meus avôs, avós, tios, tias, primos e primas. Uns mais próximos, outros mais distantes e apesar do distanciamento e discordância em muitas esferas de pensamento, foram fundamentais para formar a mulher que sou hoje. Falando em mulher, gostaria de agradecer as que fazem parte ativamente da minha vida e sem as quais eu jamais teria chegado até aqui: minha prima Mari e suas filhas Alice e Elena, que transformaram meu mundo em uma explosão de amor. Se já amava a amiga/irmã que a vida me agraciou desde os dois meses de idade, a chegada das meninas me fez amar ainda mais e melhor. Obrigada por estarem comigo nos melhores e piores momentos.

Falando em piores momentos, meu maior agradecimento é para minha mãe. Dona Jane, muito obrigada por ter sido um exemplo de resiliência, abdicação, dedicação e excelência em tudo que faz. Obrigada por ser essa mãe incrível que renunciou à sua vida individual para cuidar da família. Hoje, “mulher feita” sei o peso que essas escolhas podem trazer para nossas subjetividades, o que me faz te admirar ainda mais. Muito obrigada por tanto. Inclusive foi você quem me salvou do precipício. Foi por você que, em meio à pior crise depressiva que tive, não tive coragem de me atirar em um caminho sem volta. Obrigada por cuidar de mim, por ter me acompanhado à primeira sessão de terapia e ter me acolhido nos piores momentos. Se cheguei aonde estou, foi por você e por todo o apoio que tem me dado ao longo da vida. Te amo infinitamente!

Agradeço aos amigos, família que escolhemos.

Às amigas de uma vida: Juliana e Mari, que foram meus portos seguros quando vim para Curitiba há quinze anos. Que estiveram do meu lado em diversos momentos (bons e ruins) e que apesar da distância a amizade permanece. Hoje, meu amor se multiplica quando vejo o de vocês multiplicando. Beni, a tia te ama!

Agradeço imensamente cada um dos amigos que transformou esses quatro anos, que inicialmente foram os mais pesados da minha vida, em algo mais leve. Obrigada Isaac Jorge, pela

parceria “do lixo ao luxo”, “da academia à militância”. Obrigada por ter sido meus braços e pernas quando bambeeí. Obrigada Alexandre, meu limão. Obrigada pelas conversas, por me ensinar a montar formigas, por ser meu parceiro em tanta coisa. Falando em parceria, obrigada Thiago por ter sido o melhor amigo possível, sempre que precisei. Obrigada por me ouvir, me acolher, aceitar “minhas bolinhas” (momento piada interna entre “LabraMila” e “ThiNauzer”), obrigada por tudo!! Obrigada Paloma, por ser minha irmã, sócia, parceira, confidente, e tantas outras coisas que nem sei listar. Não consigo imaginar minha vida sem você. Ainda no rol de amigos acadêmicos, agradeço à “turma da laje”: Thayrine, David, Brunno, Samara, Aluska, Ícaro, Ricardo, Vinícius, Raquel, e tantos outros parceiros de festas, cafês e corredores do PPGENTO. Aos amigos de amigos que viraram meus amigos também: Bruna, Dani, Gustavo, Aline e Rodrigo, Thaffany, Fernando, muito obrigada pelas risadas e momentos leves, carnavais, shows e conversas profundas nas sarjetas pós “rolê”. Esses momentos foram fundamentais para aguentar esta jornada.

Agradeço aos amigos que transformaram minha vida em cor, brilho, alegria, compasso, pulsação e gingado através do Carnaval – essa “entidade mais que democrática”, que possibilita a igualdade, alegria e o direito de gozo a qualquer um. Agradeço a todos os amigos dos blocos de carnaval de Curitiba (cada um dos membros dos 29 blocos). Obrigada por me mostrarem a força da coletividade. A força da ocupação dos espaços públicos e a resistência através da alegria. Nesse sentido, o meu obrigada mais que especial ao Mestre Pedro Solak. Obrigada por ser tão apaixonado pelo que faz e nos ensinar com tanto amor. Obrigada por nos transmitir toda sua admiração pela arte e cultura brasileiras. Obrigada especialmente aos membros dos blocos SiriBloco e Garibaldis & Sacis, que possamos sempre estar “de ladinho”, “levando nossa alegria por aí”!

Além da paixão por batuques, confetes, glitter e serpentina, o carnaval me trouxe amizades que pretendo levar para além da vida (caso possível). Pessoas que entraram de forma tão intensa e que foram tão fundamentais desde 2018, que não imagino minha vida sem elas, tampouco imagino ter chegado aqui sem elas. Obrigada meus “Siridançantes”: Jéssica, Chay e Zé. Obrigada por me trazerem alento em meio ao caos. Obrigada pelo acolhimento, pelas cataias, discussões, danças e aventuras na Sociedade Treze de maio. Obrigada por segurarem minha mão nos momentos mais difíceis. Obrigada por compreenderem meus momentos de mal humor ou de euforia e seguirem “a mesma vibe”. Amo muito vocês! Obrigada minhas comentaristas de novela: Dayana Luiza, Mabelle, Cons e Anne. O início de quarentena teria sido bem pior sem vocês. Em especial, deixo meu muito obrigada a você “Mabs”, por ensinar e me introduzir nos pensamentos sociológicos.

Obrigada por me fazer enxergar para além da “caixinha STEM”!

Agradeço à coordenação pedagógica, colegas professores e alunos do Cursinho Popular UBUNTU. Desde que fui admitida como voluntária, minha vontade de lecionar e atuar diante do uso da metodologia freiriana só aumenta. Graças a vocês e a essa experiência ímpar, que consegui quitar, e pretendo continuar, parte da minha “dívida social”. Como ingressante via sistema de cotas raciais, sempre tive vontade de retribuir aos nossos, pessoas não brancas, aquilo que me foi cedido em termos de oportunidade. Mesmo com as cotas, estamos longe de um sistema de ensino superior democrático e inclusivo, de fato. Ações como a do cursinho, que propiciam a experiência de aula com bons professores e sem custo, são fundamentais. Me sinto honrada por fazer parte dessa iniciativa. Também gostaria de agradecer às mulheres que compõem o Casa das Pretas e o Pretas Acadêmicas. Graças a vocês e todas as interações, discussões, manifestações e mobilizações, pude entender o quão urgente é tratarmos e defendermos as políticas raciais e étnicas em todas as esferas de poder, incluindo a academia. Afinal, “eu sou, porque nós somos” e não adianta “subir” sozinha.

Nestes tempos pandêmicos, não posso esquecer de agradecer aos “amigos virtuais”. Aqueles que conhecemos um dia, nem sempre tivemos contato, mas que interesses em comum nos uniram fortemente nesse período: meu muito obrigada Renata e Kauê. Obrigada pelas discussões, desabafos, risadas e músicas. Meu muito obrigada especial a você Kauê, pelo empenho em ler Valeska Zanello via áudio de whatsapp e pelas explicações acerca da teoria junguiana, entre outros aspectos da psicologia. Sem dúvidas, minhas madrugadas foram mais animadas contigo.

Meu agradecimento mais que especial às figuras fundamentais nesse processo de doutoramento: Dra. Josiane, minha psiquiatra e Wilson, meu psicólogo/terapeuta. Apesar do tabu entorno dos transtornos e doenças mentais, é fundamental que a academia passe a adotar práticas de cuidado com seus membros. Discentes e docentes são seres humanos, passíveis de sofrimento psíquico. As emoções não são inatas. Assim como o “lado racional”, elas são aprendidas e se não as gerenciarmos, podem trazer danos a nós e aos que nos cercam. Além de dependerem fortemente do contexto político-social no qual os indivíduos estão inseridos. Para o nosso bem, enquanto cientistas e seres humanos: façamos terapia.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia e todos os docentes pela formação propiciada e amizade. Aos membros da banca, por terem aceitado o convite e por pacientemente corrigirem este trabalho. Também agradeço ao CNPq pela bolsa concedida.

Por último, mas não menos importante, gostaria de agradecer a todos os colegas

mirmecólogos da UFPR, especialmente os do Laboratório de Biologia e Sistemática de Formigas e meu orientador. Foram seis anos de laboratório, que me renderam muitos aprendizados e experiências. Muito obrigada a todas, todos e todes que fizeram meus dias mais animados. Obrigada pelos churrascos, cafés, reuniões e fotos lendárias. Muito obrigada Rodrigo por ter acreditado nas minhas propostas e por ter me dado a oportunidade de desenvolvimento não só profissional. Obrigada pelo suporte estrutural (laboratório) e emocional. Obrigada por muitas vezes acreditar mais em mim do que eu mesma. Minha gratidão eterna!!

RESUMO

Formigas (Hymenoptera: Formicidae) são organismos amplamente disseminados no ambiente, ocorrendo do dossel ao subsolo. São importantes bioturbadoras e fundamentais para a manutenção da qualidade do solo. O solo é um importante agente direcionador de processos evolutivos, atuando em diversos grupos (de invertebrados a vertebrados) na seleção de caracteres que favorecem a ocorrência neste estrato. Dentre os caracteres sob maior pressão evolutiva, neste ambiente, estão os associados à locomoção. Em formigas, caracteres associados aos apêndices locomotores são pouco estudados. Com o advento de técnicas de amostragem hipogeicas e a confirmação de que assembleias de formigas de solo apresentam estratificação vertical, houve um aumento na captura de formigas subterrâneas, com incremento de sua representatividade em coleções científicas. Consequentemente, as possibilidades para pesquisa envolvendo questões ecológicas associadas às formigas subterrâneas foram consideravelmente ampliadas, assim como a demanda por ferramentas que propiciem identificações precisas das assembleias de solo. Este trabalho tem o objetivo de avaliar a existência de um padrão morfológico conspicuo que represente as formigas hipogeicas (espécies que vivem exclusivamente no estrato subterrâneo), a partir de um *proxy* baseado nos apêndices locomotores. Para tanto, utilizamos 61 caracteres, dentre os quais 30 foram tomados das pernas e dez foram originados a partir do cálculo da área dos apêndices. Mensuramos 1071 espécimes de 224 espécies de formigas previamente classificadas como epigeicas, intersticiais de solo e hipogeicas, via critério de exclusividade de ocorrência. Usamos Análise de Componentes Principais e posteriormente Análise de Discriminantes Lineares para avaliar a existência de um padrão. Como resultado, os caracteres associados aos apêndices locomotores se mostraram relevantes às análises, de modo que obtivemos um conjunto de atributos que permite a distinção de formigas subterrâneas (hipogeicas e intersticiais) e epigeicas. Finalmente, sugerimos uma padronização na utilização dos termos associados às assembleias de formigas de solo afim de melhorar a comunicação entre a comunidade científica. Sugerimos que o termo hipogeicas seja restrito às espécies identificadas via critério de exclusividade (obtido a partir da associação obrigatória de técnicas hipo e epigeicas de coleta). Também sugerimos a utilização do termo subterrâneas como generalização para as espécies que foram capturadas por técnicas hipogeicas (sem comparação com estrato epigeico) ou que tenham fêmures e escapos mais curtos, cabeça mais estreita, mesossoma mais comprido que alto e maiores áreas de trocanter e coxa posterior. A morfologia criptobiótica deve ser utilizada àquelas espécies que não forrageiam expostas, permanecendo ocultas em qualquer ambiente, e não como ferramenta ou critério de identificação de espécies subterrâneas.

Palavras-chave: Morfologia de formigas. Apêndices locomotores. Fauna de solo.

ABSTRACT

Ants (Hymenoptera: Formicidae) are organisms widely disseminated in the environment, occurring from the canopy to the underground. They are important bioturbators and fundamental for the maintenance of soil quality. Soil is an important driving agent of evolutionary processes, acting in several groups (from invertebrates to vertebrates) in the selection of characters that favor the occurrence in this stratum. Among the traits under the greatest evolutionary pressure, in this environment, are those associated with locomotion. In ants, characters associated with locomotive appendages are poorly studied. Due the advent of hypogaeic sampling techniques and the confirmation that assemblies of soil ants present vertical stratification, there was an increase in the capture of subterranean ants, with an increase in their representativeness in scientific collections. Consequently, the possibilities for research involving ecological issues associated with subterranean ants have been considerably expanded, as has the demand for tools that provide accurate identifications of soil assemblies. This work aims to evaluate the existence of a conspicuous morphological pattern that represents hypogaeic ants (species that live exclusively in the subterraneous estrata), using as a *proxy* locomotion appendage. For that, we used 61 traits, among which 30 were taken from the legs and ten were originated from the calculation of the legs segments area. We measured 1071 specimens, from 224 ant species previously classified as epigaeic, interstitial and hypogaeic, using exclusivity criteria. We use Principal Component Analysis and later Linear Discriminant Analysis to assess the existence of a pattern. As a result, the characters associated with the locomotor appendages proved to be relevant to the analysis, so that we obtained a set of attributes that allows the distinction of underground (hypogaeic and soil interstitial) and epigaeic ants. Finally, we suggest a standardization in the use of terms associated with assemblies of soil ants in order to improve communication between the scientific community. We recommend that the term hypogaeic be restricted to species identified via exclusivity criteria (obtained from the mandatory association of hypo and epigaeic sampling methods). We also suggest the use of the term subterranean as a generalization for species that were captured by hypogaeic techniques (without comparison with epigaeic strata) or which have shorter femurs and scapes, narrower head, longer than elevated mesossoma and larger areas of trochanter and posterior coxa. Cryptobiotic morphology should be used for those species that do not forage exposed and remain hidden in any environment and not as a tool or criterium for identifying underground species.

Keywords: Morphology of ants. Locomotion appendages. Soil fauna.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	12
1.1 JUSTIFICATIVA	14
1.2 OBJETIVOS.....	15
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	15
2.1 SOLO E SUA INFLUÊNCIA NA RESPOSTA FENOTÍPICA DE DISTINTOS GRUPOS	16
2.1.1 Propriedades e caracterização dos solos.....	16
2.1.2 Solo e padrões morfológicos	17
2.1.3 Delimitação e caracterização das assembleias de formigas de solo	20
2.2 MORFOLOGIA DE FORMIGAS E RESPOSTAS FENOTÍPICAS A DISTINTOS AMBIENTES	21
2.2.1 Respostas fenotípicas vs. Ambiente: formigas de solo	22
3 METODOLOGIA.....	24
3.1 MATERIAL E MÉTODOS	24
3.1.1 Obtenção dos espécimes medidos	24
3.1.2 Caracteres mensurados	27
3.1.3 Determinação de padrão morfológico	31
4 RESULTADOS.....	32
5 DISCUSSÃO	44
5.1 RESPOSTAS FENOTÍPICAS EM FORMIGAS DE SOLO	44
5.2 CONSIDERAÇÕES SOBRE AS TERMINOLOGIAS UTILIZADAS PARA FORMIGAS DE SOLO	48
6 CONCLUSÃO.....	51
REFERÊNCIAS	52
APÊNDICE A.....	63
Esquemas das medidas tomadas.....	63
APÊNDICE B.....	66
Lista de espécies mensuradas	66
APÊNDICE C.....	72
Boxplots de todas as variáveis contínuas utilizadas	72

1 INTRODUÇÃO

O solo é um local de grande reserva da biodiversidade (MENTA, 2012). É um ambiente “tamponado” e microclimaticamente estável, hipóxico e hiperbárico (NEVO, 1979). Essas características podem contribuir de forma acentuada nas expressões fenotípicas dos organismos restritos a este estrato, de invertebrados a vertebrados (NEVO 1979, 1995). Estudos que avaliam a influência do solo na expressão de caracteres morfológicos são amplamente difundidos em vertebrados, indicando alta relação entre a expressão fenotípica e este ambiente (NEVO, 1979; ANDREWS et al., 1987; WU et al., 2015; MARCY et al., 2016).

Há uma grande quantidade de espécies de invertebrados restritas ao estrato subterrâneo, distribuídas principalmente no filo Arthropoda (EISENBEIS et al., 1987; VILLANI et al., 1999). Esses organismos podem ter se refugiado no solo, dado seu caráter estável, para se proteger de intempéries e, dessa forma, diversificaram-se neste ou a partir deste ambiente (VILLANI et al., 1999). Já os efeitos nas respostas fenotípicas de insetos de solo, apesar de menos estudadas que vertebrados, podem ser importantes componentes no estudo da evolução e adaptação deste grupo, tendo em vista a importância da concentração de oxigênio e da pressão atmosférica no tamanho corporal destes organismos (SMITH; LYONS, 2013).

Formigas (Hymenoptera: Formicidae) ocupam distintos estratos dos ambientes (LUCKY et al., 2013), com acentuada diferença na composição das espécies distribuídas entre eles (JACQUEMIN et al., 2016). As espécies de solo são particularmente importantes por atuarem como “engenheiras do ecossistema” (LOBRY DE BRUYN, 1999; WINK et al., 2005; EVANS et al., 2011), contribuindo ativamente para a percolação e infiltração da água e aeração no solo (BOTINELLI et al., 2015). Como as comunidades formadas em distintos estratos do solo são de fato diferentes, em termos de composição e riqueza (WILKIE et al., 2007; JACQUEMIN et al., 2012; MARTINS et al., 2020; TORRES et al., 2020), as respostas fenotípicas também podem ser diferentes.

Formigas hipogeicas são sub-representadas nos inventários de fauna devido às limitações de coleta (WILKIE et al., 2007; ANDERSEN; BRAULT, 2010). Essa dificuldade restringe a obtenção de conhecimento com relação aos padrões ecológicos e morfológicos dessas formigas. No entanto, com o advento de técnicas específicas para a coleta desta assembleia, como pitfalls hipogeicos e extrações de monólitos (blocos de solo) (ver: DELABIE; FOWLER, 1995;

BERGHOFF et al., 2003; SILVA; SILVESTRE, 2004; WILKIE et al., 2007; ANDERSEN; BRAULT, 2010; SCHMIDT; SOLAR, 2010; PACHECO; VASCONCELOS; MARTINS et al., 2020) surgem novas e maiores oportunidades de estudo acerca da história dos táxons de solo.

Weiser e Kaspari (2006) explicitam que um dos axiomas da Biologia é a relação entre a forma e função dos organismos e que estas refletem sua história de vida. Yates et al. (2014) também sugerem essa correspondência e defendem que padrões morfológicos podem ser usados mesmo quando a espécie ainda não está nomeada (morfoespécies), pois essa relação é universal. No entanto, Silva e Feitosa (2018) mencionam a necessidade de uma avaliação parcimoniosa nesta associação, forma e função, a fim de evitar erros por indução.

Uma forma de atribuir essa relação entre forma e função é através da delimitação de guildas e/ou grupos funcionais (WILSON, 1999). A maioria dos trabalhos que envolvem a distinção da comunidade de formigas em guildas (grupo de espécies que exploram recursos da mesma forma) ou grupos funcionais (espécies que desempenham a mesma função ecossistêmica) adota como critério principal as estratégias de forrageamento, sem maior ênfase ao estrato ocupado, tendo como parâmetro padrões morfológicos de guildas em serapilheira (ver: FEENER et al., 1988; KASPARI, 1993; DELABIE; FOWLER, 1995; DELABIE et al., 2000; GIBB; PARR, 2010; SILVA; BRANDÃO, 2010; GIBB; PARR, 2013; PARR et al., 2017), apesar de Emery (1875a,b) já ter descrito a presença de espécies de morfologia distinta que ocupam exclusivamente o solo.

Lucky et al. (2013) elucidam que um dos principais direcionadores do processo de origem e diversificação das espécies de formigas, pode ser o solo (e o hábito subterrâneo). Yates et al. (2014) avaliaram respostas fenotípicas ao ambiente e encontraram que o comprimento de Weber (utilizado comumente como *proxy* de tamanho de formigas) e do escapo, possuem sinal filogenético. Como a investigação de caracteres morfológicos associados ao ambiente subterrâneo são incipientes, estudar a relação entre a forma e em quais clados estes podem ocorrer, é fundamental.

Mesmo que exista um padrão morfológico “geral” em Formicidae, há uma acentuada variação na morfologia entre os táxons, especialmente entre as subfamílias. Todavia, estudos que avaliem a diversidade morfológica das formigas, principalmente relacionadas ao habitat e especialmente em grande escala, são escassos (ver: YATES et al., 2014; GUÉNARD et al., 2015). Nesse sentido, este trabalho surge como uma proposta de investigação acurada acerca de caracteres que distingam assembleias de formigas hipogeicas de epigeicas.

1.1 JUSTIFICATIVA

Os desafios em delimitar padrões morfológicos associados aos distintos habitats de solo começam pela imprecisão terminológica. Devido a problemas semânticos e contexto-dependentes, não há consenso em relação ao uso de termos associados à fauna que habita o estrato hipogeico, sendo esta chamada de subterrânea ou hipogeica na Mirmecologia (WONG; GUÉNARD, 2017), mas possuindo sinônimos em outras áreas do conhecimento (como a Pedobiologia e a Biologia Subterrânea) (ver: TRAJANO; BICHUETTE, 2006; SKET, 2008; MENTA, 2012; TRAJANO, 2012), o que dificulta o agrupamento e comparação das informações dentre essas áreas do conhecimento.

A morfologia de formigas, no âmbito da ecologia funcional, tem sido explorada no sentido de desvendar as relações entre formas e obtenção de recursos (GIBB; PARR, 2010; GIBB; PARR, 2013), à diferença entre operárias e rainhas (KELLER et al., 2014) ou às diferenças entre os reprodutores (DIVIESO et al., 2020), mas com enfoque especialmente nas comunidades de superfície e/ou serrapilheira (ver: GIBB; PARR, 2010; SILVA; BRANDÃO, 2010). A partir deste material (de superfície e/ou serrapilheira) é que houve a maior parte das classificações de espécies e gêneros em hipogeicos. Porém, muitas das espécies consideradas pertencentes à assembleia hipogeica na verdade possuem morfologia criptobiótica: olhos reduzidos, ausência ou pouca pigmentação, apêndices reduzidos, ausência de espinhos e projeções (ANDERSEN; BRAULT, 2010; WONG; GUÉNARD, 2017), que não necessariamente corresponde à utilização do estrato hipogeico.

Temos focado em caracterizar padrões corporais gerais, atribuindo uma função também generalizada, enquanto nos faltam informações mais acuradas acerca dos hábitos associados aos processos mais básicos, como a própria locomoção. A locomoção terrestre é altamente custosa energeticamente para os organismos, especialmente a que envolve escavação (ALEXANDER, 1982).

Zollikofer (1994a, b, c) postula que características morfológicas e mecânicas associadas à locomoção de formigas diferem de acordo com o ambiente habitado. Esse mesmo autor cita que na mecânica do movimento trípole (característico de insetos, principalmente formigas, em que os movimentos são coordenados entre as pernas anterior e posterior de um lado e a média do outro) de operárias de *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), as pernas posteriores parecem não estar envolvidas

na propulsão do movimento, como nas espécies de *Cataglyphis* Foerster, 1850.

Mesmo com tais informações disponíveis, a maioria dos trabalhos que abordam o uso de caracteres morfológicos assumem os caracteres associados à locomoção cursorial como algo uniforme e relacionado exclusivamente ao comprimento das pernas posteriores (ver: KASPARI; WEISER, 1999; PARR et al., 2003; SILVA; BRANDÃO, 2010; GIBB; PARR, 2010). Apenas recentemente Khalife et al. (2018) notaram extrema importância na adaptação da forma geral das pernas de *Melissotarsus* Emery, 1877 para um hábito de vida particular: este gênero vive em túneis escavados no interior de troncos e possui as pernas médias e posteriores com coxas mais robustas que as anteriores, além de possuírem alteração no mecanismo de articulação que mantém a perna média voltada para cima e mais próxima ao eixo do corpo. Também possuem cabeça extremamente larga na porção dorso-ventral.

O desenvolvimento do presente trabalho fez-se necessário tendo em vista a lacuna de conhecimento associado à delimitação de padrões ou caracteres que definam, de fato, quais espécies caracterizam as assembleias epigeicas e hipogeicas de formigas. Dessa forma, levantamos as seguintes hipóteses:

H1: Há caracteres específicos que delimitam a resposta fenotípica associada ao hábito hipogeico e/ou epigeico.

H2: Se há caracteres que distingam conspicuamente as espécies hipogeicas e epigeicas, estes são majoritariamente associados à locomoção.

1.2 OBJETIVOS

O presente trabalho visa avaliar a existência de uma resposta fenotípica expressa por um conjunto de caracteres conspícuos que distingam formigas de solo em epigeicas e hipogeicas. Como objetivos específicos temos:

- 1- Explorar a morfologia de espécies que são pouco coletadas (caso das hipogeicas).
- 2- Associar características morfológicas conspícuas ao habitat utilizado para forrageio (epigeico, intermediário e hipogeico).

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 SOLO E SUA INFLUÊNCIA NA RESPOSTA FENOTÍPICA DE DISTINTOS GRUPOS

O solo é estrutura fundamental à vida terrestre. É a partir dele que uma série de ciclos energéticos e biogeoquímicos acontecem. Dessa forma, a vida terrestre é estritamente relacionada à qualidade e manutenção deste recurso (MENTA, 2012). É, comumente, considerado um ambiente relativamente simples, pois não possui mudanças abruptas em seu microclima, o que lhe confere alta especificidade e baixa produtividade (referentes aos processos de diversificação) (NEVO, 1979). Para compreender como os mecanismos atuam, precisamos compreender a estruturação desse ambiente e seus mecanismos de ação sobre os organismos.

2.1.1 Propriedades e caracterização dos solos

Segundo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA, 2006), o solo

é uma coleção de corpos naturais, constituídos por partes sólidas, líquidas e gasosas, tridimensionais, dinâmicos, formados por materiais minerais e orgânicos que ocupam a maior parte do manto superficial das extensões continentais do nosso planeta, contém matéria viva e podem ser vegetados na natureza onde ocorrem e, eventualmente, terem sido modificados por interferências antrópicas. (EMBRAPA, 2006)

Na Pedologia a estrutura de estudo é denominada *pedon* (um metro quadrado com dois metros de profundidade) (SINGER, 2015), sendo este composto pelas camadas desde a superfície (em contato com a atmosfera) até a matriz rochosa (EMBRAPA, 2006). Esta unidade (*pedon*) é constituída por distintas camadas chamadas *horizontes*, que variam (em quantidade e extensão) de acordo com o solo em questão (CHAPIN et al., 2011). As camadas são delimitadas de acordo com sua composição: horizonte O é a camada orgânica que se mantém sobre o solo e em contato com a superfície; horizonte A é primeira camada com concentração mineral e que se mantém em contato com o horizonte O, possuindo alta concentração de matéria orgânica; horizonte E é a camada que se forma em ambientes de clima úmido e com alto índice pluviométrico, onde os minerais do horizonte A são lixiviados; horizonte B é formado em alguns solos, de locais com climas árido ou semiárido, quando há acúmulo de ferro, alumínio e argila provenientes das camadas A e E; horizonte C é a camada que mantém a maior similaridade à matriz rochosa, além de acumular material lixiviado das demais camadas (CHAPIN et al., 2011).

Sendo uma mistura composta por partículas sólidas, água e ar, os solos preservam propriedades térmicas, mecânicas e hidrológicas ao longo de sua distribuição geográfica

(EISENBEIS et al., 1987; VERRUIJT, 2018). No entanto, alterações físico-químicas (em escala de milhões de anos) são frequentes e as camadas (em termos gerais) são reestruturadas a cada 100-200 mil anos (CHAPIN et al., 2011).

Mesmo com essas reestruturações periódicas, algumas propriedades são constantes no tempo, mantendo o caráter hipóxico, hiperbárico e a capacidade de manutenção de temperatura (CHAPIN et al., 2011; ZHAO et al., 2018). A manutenção do caráter hipóxico se dá em função das reações de oxidação-redução que ocorrem, principalmente em presença de material orgânico (CHAPIN et al., 2011), que durante a decomposição utilizam o oxigênio e elevam as concentrações de gás carbônico (EISENBEIS et al., 1987). O caráter hiperbárico se dá em função das somas das pressões atmosférica e das forças atuantes sob o próprio material particulado que compõe o solo (VERRUIJT, 2018). Já a manutenção de temperatura pode ser explicada pela presença de moléculas de água adsorvidas às partículas do solo, bem como aos processos químicos exógenos que ocorrem durante as reações redox (AMENU; KUMAR, 20005; CHAPIN et al., 2011; ZHAO et al., 2018).

Em geral, organismos heterotróficos habitam os solos onde há presença de partículas orgânicas (horizontes O e A) e são mais frequentes entre zero e 30 centímetros, onde a concentração de gás carbônico (CO₂) é similar à superfície (EISENBEIS et al., 1987; VILLANI et al., 1999). Também há maior concentração, especialmente de artrópodes, nos horizontes O e A devido ao volume dos poros do solo (espaços entre os grãos), que diminuem de acordo com a profundidade (no horizonte O) ou de acordo com os grãos que constituem o horizonte A (estes sendo dependentes da matriz rochosa e dos processos pedológicos) (EISENBEIS et al., 1987).

2.1.2 Solo e padrões morfológicos

Dadas suas características peculiares, o ambiente subterrâneo é considerado um ecótopo (*sensu* Whittaker et al., 1973) (NEVO, 1979; 1995), pois pode agir como uma pressão seletiva em escala evolutiva para as espécies que o habitam (WHITTAKER et al., 1973). Suas características são propícias à seleção de caracteres específicos para a utilização desse ambiente (NEVO, 1979; 1995; EISENBEIS et al., 1987; VILLANI et al., 1999; WU et al., 2015). Dentre os táxons com adaptações ao estrato subterrâneo, os mais estudados certamente são os vertebrados, principalmente os mamíferos (NEVO, 1995).

As principais características morfológicas associadas à utilização do estrato subterrâneo, em mamíferos, são: corpo cilíndrico, reduções anatômicas (apêndices e olhos), hipertrofia dos órgãos de escavação (dentes e membros anteriores), além do hiperdesenvolvimento de órgãos associados ao olfato, tato e audição (NEVO, 1979; 1995). Já em répteis, as modificações morfológicas são associadas ao alongamento das escamas (JACKSON; RENO, 1975), encurtamento da cabeça e ângulo rostral (ANDREWS et al., 1987; BARROS et al., 2011), além de espessamento dos ossos craniais (LEE, 1998), alongamento do corpo e redução geral do tamanho (WIENS; SLINGLUFF, 2001; NAVAS et al., 2004) e redução de membros (anteriores, posteriores e cauda) (SHINE; WALL, 2008). Wu et al., (2015) ainda constataram que répteis estritamente *fossoriais* possuem redução no comprimento das coxas anteriores, alongamento das coxas posteriores, corpos mais estreitos e cabeças menores.

Em relação aos invertebrados, Menta (2012) cita quatro categorias de tamanho nas quais são classificados os invertebrados de solo: *micro* (20 µm a 200 µm), *meso* (200 µm a 2mm), *macro* (2mm a 20mm) e *megafauna* (20mm>). Além destas categorias de tamanho, a autora define os organismos que habitam o solo como: *geófilos temporariamente inativos* (organismos que usam o solo por apenas um estágio do ciclo de vida – larva ou pupa - e não possuem adaptações morfológicas específicas à utilização deste estrato); *geófilos temporariamente ativos* (aqueles que desenvolvem a maior parte do ciclo de vida no solo, deixando-o apenas após emergirem); *geófilos periódicos* (organismos que passam parte da vida no solo, geralmente como larvas, mas retornam ao longo da vida para nidificar, caçar ou se esconder); e *geobiontes* (organismos que vivem no solo, possuindo modificações morfológicas que propiciam a existência dos mesmos neste ambiente).

Também em relação aos invertebrados, Eisenbeis et al., (1987), cita quatro grupos de artrópodes passíveis de ocorrer no solo: Crustacea, Arachnida, Myriapoda e Insecta. Estes mesmos autores citam três tipos de biologias associadas ao solo: organismos *euedáficos*, *hemiedáficos* e *epiedáficos*. A essas biologias são atribuídas características convergentes dentre os grupos supracitados. Aos *euedáficos* (organismos que vivem confinados aos poros do solo) são atribuídas as seguintes características: corpo pequeno, vermiforme ou arredondado, extremidades reduzidas, ausência de pigmentação e olhos (ou olhos reduzidos). *Epiedáficos* são aqueles que vivem na superfície, especialmente na serrapilheira, apresentam formas de corpo variadas, bem como alto grau de pigmentação e aparato sensorial (principalmente os olhos) bem desenvolvidos. *Hemiedáficos* seriam os organismos que possuem parte do ciclo de vida (fase larval ou pupa) com

desenvolvimento no solo, mas o adulto é *epiedáfico* ou *atmobiótico* (seres que vivem no estrato arbóreo, herbáceo ou na vegetação rasteira).

Eisenbeis et al., (1987) e Menta (2012) abordam, ainda, a necessidade de desenvolvimento de órgãos sensoriais (referentes à audição e olfato) mais acurados em artrópodes subterrâneos, dada a ausência ou redução do aparato fotorreceptor. Ainda sobre artrópodes, Villani et al., (1999) citam o fato de que a maioria destes animais não possui uma alteração morfológica extremamente evidente para escavação, e consequente deslocamento no subsolo. Porém, enunciam que os artrópodes *euedáficos* possuem características morfológicas facilmente distinguíveis como corpos alongados, achatados ou cilíndricos, antenas e pernas (particularmente os tarsos) curtas, reduzidas ou ausentes.

Na literatura especificamente mirmecológica, Emery (1875a, 1875b) cita que as espécies subterrâneas (referidas nestes trabalhos tanto por “ipogéé” (italiano) e por “hypogäische” (alemão), possuem olhos diminutos, tamanho reduzido e deslocamento lento, mas que nem toda formiga subterrânea terá olhos reduzidos ou ausentes, assim como nem toda espécie sem olhos pode ser considerada subterrânea. Em Wheeler (1910), há o reforço das características elencadas por Emery (1875a, 1875b), e a adição da descrição relativa à coloração pálida, porém há uma observação de que todas as variações de cor são possíveis, tanto nas espécies hipogeicas quanto nas epigeicas.

Apesar da identificação de uma série de gêneros e espécies como de hábitos subterrâneos, especialmente as pertencentes à subfamília Dorylinae (SCHNEIRLA, 1957; GOTWALD, 1978; BERGHOFF, 2002), não houve adições às descrições morfológicas de Emery e Wheeler. Considerações entorno das espécies de formigas subterrâneas passaram a ser mais comuns com o advento da ecologia funcional e a identificação de grupos funcionais e/ou guildas (para as várias definições de guildas e compreensão dos contextos, veja: WILSON, 1999). Estas muito mais direcionadas à delimitação do tipo de recurso alimentar utilizado (FOWLER et al., 1991; FOWLER; DELABIE 1995), estratégias de forrageamento como características associadas à dominância (GREENSLADE, 1976; ANDERSEN, 1991; ANDERSEN, 1997), ou ambos (BIHN et al. 2010; SILVA; BRANDÃO, 2010; GIBB; PARR, 2013).

Trabalhos que atestaram a estratificação vertical das comunidades de solo (WILKIE et al., 2007; ANDERSEN; BRAULT, 2010; JACQUEMIN et al., 2012; MARTINS et al., 2020; TORRES et al., 2020), trouxeram luz sobre a necessidade de uma melhor delimitação das

especificidades morfológicas necessárias à utilização efetiva dos estratos de forrageamento. A caracterização das espécies hipogeicas tornou-se mais evidente e necessária a partir do enfoque nas amostragens dessa comunidade. Com o advento de técnicas de coleta específicas para o estrato subterrâneo (ver: DELABIE; FOWLER, 1995; FOWLER; DELABIE, 1995; FOWLER et al., 2000; SILVA; SILVESTRE, 2004; WILKIE et al., 2007; SCHMIDT; DIEHL, 2008; SCHMIDT; SOLAR, 2010; PACHECO; VASCONCELOS, 2012; JACQUEMIN et al., 2016; MARTINS et al., 2020), há a crescente necessidade de se delimitar as características específicas dos grupos que ocupam distintos estratos do solo.

Wong e Guénard (2017) realizaram uma revisão acerca das espécies e técnicas de coleta específicas para as formigas subterrâneas. No intuito de organizar a utilização dos termos utilizados na literatura, estes autores sugeriram a utilização de *hipogeicas* para formigas que possuem hábito de nidificação e forrageio exclusivo ao estrato subterrâneo e/ou que possuam morfologia *criptobiótica*. E o uso do termo *subterrâneo* seria exclusivo para a delimitação do ambiente (estrato) de ocorrência. No entanto, o padrão morfológico associado às formigas *criptobióticas*, nesse caso, nada mais é do que o descrito por Emery (1875), para subterrâneas. A morfologia *criptobiótica* é uma síndrome que atinge não só formigas ou artrópodes de solo. Ela também é comum em organismos cavernícolas que, além de possuírem as características citadas por Emery, também possuem ausência de cor e se diferenciam das espécies de solo por terem apêndices alongados (BICHUETTE et al., 2014; TRAJANO; CARVALHO, 2017).

2.1.3 Delimitação e caracterização das assembleias de formigas de solo

Emery (1875) foi o primeiro a relatar a ocorrência de formigas subterrâneas e descrevê-las, enfatizando a importância do estudo dessas espécies. Além de trabalhos taxonômicos, como o de Emery, outros também destacaram os aspectos associados ao hábito hipogeico, principalmente quando associado à biologia de um táxon específico, como as dorilíneas (SCHNEIRLA, 1957; GOTWALD, 1978; BERGHOFF, 2002), às variações ambientais e dominância de espécies (ANDERSEN, 1991, 1992, 1995, 1997; FOWLER et al., 1991; FOWLER; DELABIE, 1995; DELABIE et al., 2000; BIHN et al. 2008; JACQUEMIN et al., 2012; SCHMIDT et al. 2013; JACQUEMIN et al., 2016; YEO et al., 2016) e no intuito de compreender fatores ecológicos (distribuição, riqueza e composição) das espécies de solo (FOWLER et al. 2000; BERGHOFF et

al., 2003; SILVA; SILVESTRE, 2004; SCHMIDT; DIEHL, 2008; BERMAN; ANDERSEN, 2012; YEO et al., 2016; MARTINS et al., 2020; TORRE et al. 2020;).

Após Wilkie et al. (2007) constatarem a estratificação vertical na distribuição das espécies de solo, corroborada posteriormente por Andersen e Brault (2010), Jacquemin et al., (2016), Martins et al., (2020) e Torres et al., (2020), houve um aumento nas amostragens e abordagens científicas sobre as assembleias hipogeicas. No entanto, a delimitação dessas assembleias se manteve com base nas espécies coletadas via métodos hipogeicos (para métodos hipogeicos de coleta ver: DELABIE et al., 2000; WEISSFLOG et al., 2000; BERGHOFF et al., 2003; SILVA; SILVESTRE, 2004; WILKIE et al., 2007; ANDERSEN; BRAULT, 2010; SCHMIDT; SOLAR, 2010; PACHECO; VASCONCELOS, 2012; MARTINS et al., 2020; MUNYAI et al., 2021).

Diferindo de Wong e Guenárd (2017), Martins et al. (2020) e Houadria e Menzel (2021) sugerem o critério de exclusividade para a delimitação das assembleias hipogeicas. Sendo consideradas hipogeicas as espécies que ocorrem apenas no subsolo, em áreas onde realiza-se amostragem múltipla (associação de método epigeico e hipogeico) e posterior comparação entre as espécies que ocorrem na superfície e abaixo desta. Considera-se estas espécies restritas ao subsolo (nidificando e forrageando neste local, apenas).

2.2 MORFOLOGIA DE FORMIGAS E RESPOSTAS FENOTÍPICAS A DISTINTOS AMBIENTES

Como todo inseto, o corpo das formigas é composto por três tagmata: cabeça, tórax e abdômen (BOLTON, 1990). Porém, neste táxon estes tagmata são facilmente distinguíveis e altamente especializados (WHEELER, 1910). O plano corporal da família Formicidae, assim como outros himenópteros da subordem Apocrita, é marcado pela presença de uma região denominada propódeo, fusão do primeiro segmento abdominal e o terceiro torácico seguido por uma “cintura” (BOLTON, 1990). Por este motivo, diferenciamos o plano corporal em cabeça, mesosoma (tórax mais primeiro seguimento abdominal fundido) e metassoma (pecíolo e pós pecíolo e os demais seguimentos abdominais) (FERNÁNDEZ; PALÁCIOS, 2006).

O que diferencia as espécies da família Formicidae dos demais himenópteros é a presença de antena geniculada (WHEELER, 1910), glândula metapleural (perdida secundariamente em alguns grupos) (FERNÁNDEZ; PALÁCIOS, 2006) e o primeiro e eventualmente o segundo segmento abdominal são isolados dos demais por constrições que conferem maior flexibilidade ao

metassoma. Já os segmentos posteriores formam o gáster que comporta parte do sistema digestivo e o sistema reprodutor das formigas, incluindo o aparelho de ferrão quando presente (WHEELER, 1910).

Formigas podem apresentar elevado polimorfismo (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Porém, as diferenças mais notáveis em relação à morfologia se dão entre as distintas castas: reprodutores e operárias (KELLER et al., 2014). Isto porque, de forma geral, os reprodutores possuem um mesossoma bem desenvolvido e asas, necessárias ao voo nupcial, enquanto as operárias possuem um mesossoma simples e são ápteras (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; MIYAZAKI et al., 2005). O desenvolvimento acentuado do mesossoma das rainhas se dá em função do aumento do meso e metanoto, que alojam a musculatura associada ao voo, enquanto o desenvolvimento do pronoto nas operárias pode ser uma resposta à otimização da articulação occipital, permitindo maior suporte aos movimentos da cabeça e mandíbulas (KELLER et al., 2014).

Já os machos, apesar de pouco estudados (BOUDINOT, 2013), apresentam distintas especializações em relação às rainhas, ocorrendo um aumento no dimorfismo sexual de acordo com o aumento do tamanho corporal (DIVIESO et al., 2020). Machos possuem antenas e olhos mais desenvolvidos que os das fêmeas, cabeças menores e aparelho bucal reduzido (WHEELER, 1910).

Para além das diferenças entre reprodutores e operárias, o polimorfismo em formigas se torna evidente em espécies que apresentam especializações quanto à divisão de tarefas (soldadas/operárias maiores) (WHEELER, 1910). Essa especialização pode ser vista especialmente em *Cephalotes* Latreille, 1802, que possui soldadas (operárias especializadas na defesa da colônia) com um alto grau de desenvolvimento e especialização das cabeças (PLANQUÉ et al., 2016; POWELL et al., 2020). Nas operárias maiores de *Pheidole* Westwood 1839 (HOLLEY et al. 2016), e em formigas cortadeiras como as do gênero *Atta* Fabricius, 1804 (TOLEDO et al., 2016) também ocorrem modificações morfológicas acentuadas referentes à especialização em relação às tarefas executadas na colônia.

2.2.1 Respostas fenotípicas vs. Ambiente: formigas de solo

Apesar da similaridade do plano corporal geral das formigas, diferenças morfológicas estão presentes e são utilizadas tanto na taxonomia e sistemática dos táxons (ver: KELLER, 2011; BACCARO et al., 2015; BOROWIEC, 2016; BOLTON, 2020), quanto na definição de grupos

funcionais ou guildas (GREENSLADE; GREENSLADE, 1989; ANDERSEN, 1997; SILVA; BRANDÃO, 2010), em diferentes adaptações ecológicas entre operárias (POWELL, 2008) e na compreensão de adaptações às condições adversas de sobrevivência, como locais desérticos (PFEFFER et al., 2019), ou nidificação em micro-habitats como túneis em galhos de árvores (KHALIFE et al., 2018).

Dentre as respostas fenotípicas associadas ao ambiente, as mais intensamente exploradas são as que relacionam obtenção de recursos e estratégias correlatas (ver: GREENSLADE; GREENSLADE, 1989; ANDERSEN 1995; ANDERSEN 1996; WEISER; KASPARI 2006; GIBB; PARR, 2010; SILVA; BRANDÃO, 2010; GIBB; PARR, 2013). Greenslade (1978), Greenslade e Greenslade (1989) e Andersen (1991, 1992, 1995, 1997) usam características qualitativas de cunho relativamente subjetivo associadas à dominância de espécies de formigas em ambientes australianos. Caracteres como “corpo pequeno” e “cor pálida” (ANDERSEN, 1991), são associados ao comportamento de dominância de recursos, potencial de recrutamento e proximidade filogenética para definir categorias funcionais (ANDERSEN, 1995), dentre as quais encontram-se as *espécies crípticas*. Espécies crípticas, no contexto dos autores supracitados, são a maioria das pequenas poneríneas e mirmicíneas de coloração pálida.

Os trabalhos de Kaspari (1993) e Kaspari e Weiser (1999) utilizam caracteres quantitativos associados ao tamanho das formigas (expresso como uma relação direta da largura da cabeça), e suas relações com distintos níveis de complexidade do ambiente. Formigas menores (neste caso, as que possuem as cabeças mais estreitas) são associadas a ambientes mais úmidos e possuem menor tolerância térmica (KASPARI, 1993).

Também há relação entre medidas de comprimento e massa, com a tendência de formigas maiores serem mais esguias e possuírem pernas mais longas, mas havendo divergência na relação entre cabeça, mesossoma e pernas (em Myrmicinae, por exemplo, as larguras da cabeça e do pronoto diminuem com o aumento das pernas e da massa) (KASPARI; WEISER, 1999). Além disso, quanto menor o tamanho do corpo, maior a possibilidade de ocorrência em ambientes de maior complexidade, aqui considerados os ambientes intersticiais de serrapilheira (KASPARI; WEISER, 1999; FARJI-BRENER et al., 2004; GIBB; PARR, 2010).

Silva e Brandão (2010) delimitam nove guildas de formigas de serrapilheira a partir de um maior número de caracteres quantitativos morfológicos, apesar de usarem dados da literatura para classificar os estratos de ocorrência. Até então, trabalhos abordavam basicamente medidas

que refletiam o tamanho do corpo, não necessariamente a relação dos atributos e suas funções com os habitats ocupados (ver: KASPARI, 1993; KASPARI; WEISER 1999; YANOVIACK; KASPARI, 2000; FARJI-BRENER et al., 2004). Estes autores utilizam principalmente dados de obtenção de recursos (com base nas mandíbulas, clipeo, olhos e pecíolo) e encontram evidências de que predadoras generalistas hipogeicas possuem mandíbulas largas e maiores pecíolos. Também observam uma sobreposição entre algumas guildas epigeicas e hipogeicas, como a composta por predadoras hipogeicas de tamanho médio, e uma proximidade taxonômica entre grupos de morfologias similares.

Apesar de amplamente utilizada como caráter classificatório da ocorrência das espécies, ainda há pouca informação acerca da morfologia (e possíveis padrões morfológicos) associada à presença das espécies no solo. Há uma maior quantidade de trabalhos sobre aspectos morfológicos associados a condições ambientais extremas. Esse é o caso de espécies de *Cataglyphis* Foester 1850, por exemplo, que dadas as características de seu habitat (áreas desérticas), tiveram sua morfologia e mecanismo de locomoção explorados amplamente (ver: ZOLLIKOFER, 1994 a,b,c; SOMMER; WEHNER, 2012). Há, ainda, a presença de modificações morfológicas extremas a hábitos específicos, como é o caso de *Melissotarsus*, que possui adaptações nas pernas médias e posteriores, redução de olhos e perda de ferrão para viver em túneis escavados em troncos de árvores (KHALIFE et al., 2018).

Sosiak e Barden (2020) sugerem a existência de ecomorfos (uma forma geral especializada a um dado nicho) em formigas e comprovam que há uma série de caracteres morfológicos que sustentam a ecologia de determinados gêneros. Porém, estes autores, como é costume na mirmecologia dada a ausência de caracteres conspícuos, utilizam dados de literatura para classificar as espécies em relação à ocorrência no solo.

3 METODOLOGIA

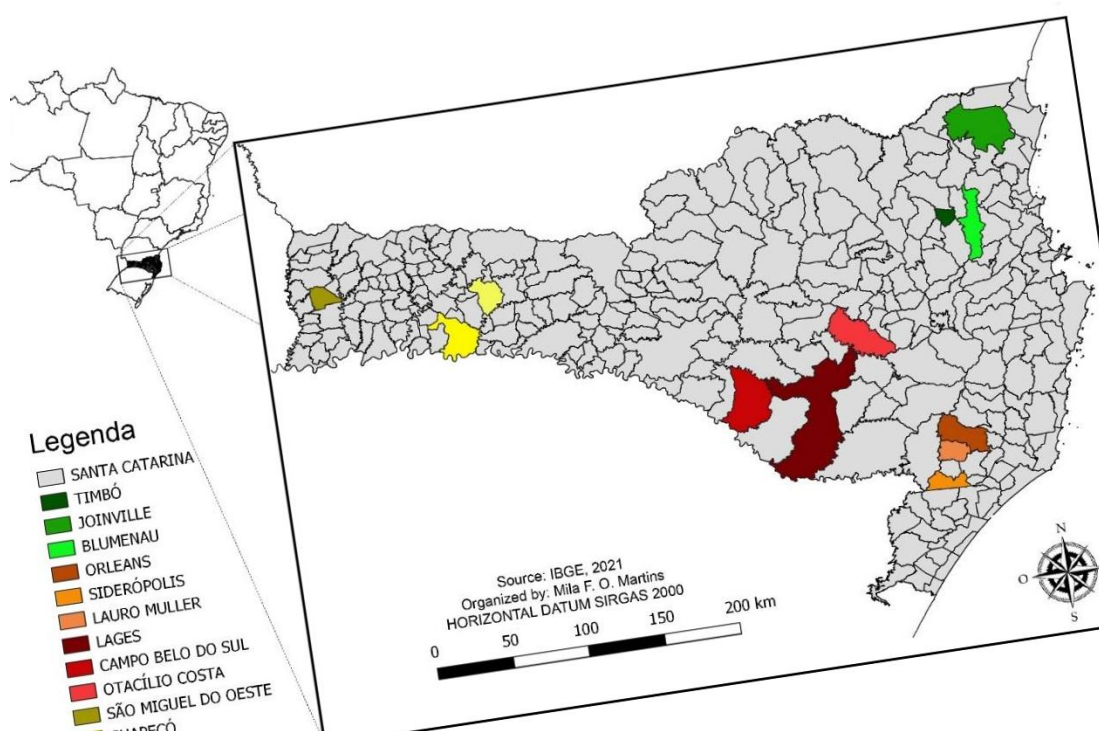
O presente trabalho se caracteriza por ser uma pesquisa quali-quantitativa, de natureza básica. Desta forma, também se estabelece a necessidade de desenvolvimento de uma metodologia experimental.

3.1 MATERIAL E MÉTODOS

3.1.1 Obtenção dos espécimes medidos

As espécies estudadas são oriundas de doze municípios de Santa Catarina: Chapecó, São Miguel do Oeste, Xanxerê, Otacílio Costa, Santa Terezinha do Salto, Campo Belo do Sul, Joinville, Blumenau, Timbó, Lauro Muller, Orleans e Siderópolis (Fig. 1). Parte do material foi utilizado previamente em Martins (2017), onde foram avaliadas a eficácia do método Tropical Soil Biology and Fertility (TSBF) na obtenção de espécies hipogeicas e o impacto de distintos sistemas de uso do solo sob as comunidades de formigas de solo nas regiões Oeste (Chapecó, Xanxerê e São Miguel do Oeste) e Planalto (Campo Belo do Sul, Lages/Santa Terezinha do Salto e Otacílio Costa).

FIGURA 1 – MAPA DAS LOCALIDADES DE ORIGEM DAS AMOSTRAS



Fonte: A autora, 2021

Durante a obtenção destas espécies, houve associação de métodos de coleta epigeicos (pitfall) e hipogeicos (extração de monólito via TSBF), visando a otimização no processo de identificação e estratificação da mirmecofauna de solo. O pitfall epigeico consistiu num recipiente de 200 ml de capacidade, preenchido até a metade com água e detergente, inserido ao nível do solo

e mantido em campo por 72 horas, enquanto o TSBF é uma amostragem de monólito de solo (ANDERSON; INGRAM, 1993), amplamente utilizada e consiste na retirada de blocos de solo com dimensões de 25 x 25 x 30 (comprimento x largura x profundidade). Para todo monólito retirado, houve a instalação de um pitfall a um metro do TSBF (para maiores detalhes sobre os métodos de coleta e desenho amostral, ver: Martins et al., 2020).

Classificamos as espécies *a priori* de acordo com o *critério de exclusividade* proposto por Martins et al (2020) e Houadria; Menzel (2021). Consiste na identificação do estrato de forrageio das espécies a partir da ocorrência em apenas um método de coleta. Espécies coletadas apenas via pitfall são *epigeicas*, já as coletadas apenas no TSBF são *hipogeicas* e as registradas em ambos os métodos chamamos de *intermediárias*. Para espécies frequentes, com mais de 25 registros de ocorrência para um dos métodos, caso tenha sido registrada uma ocorrência no método complementar, consideramos essa única coleta como acidental e o critério de exclusividade foi mantido.

A identificação a nível genérico se deu a partir do uso do Guia para os Gêneros de Formigas do Brasil (BACCARO et al., 2015) e seguimos suas sugestões de chaves de identificação de espécies. Especialistas foram consultados para a confirmação das espécies (Alexandre C. Ferreira, Gabriela P. Camacho, John E. Latke, Mayron Escárraga, Rodrigo M. Feitosa e Thiago S. R. da Silva) e sempre que necessário realizamos comparações com o material depositado na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure (DZUP), da Universidade Federal do Paraná (UFPR), onde as espécies estão depositadas. As espécies foram nomeadas sempre que possível e as que não, permaneceram como morfoespécies.

As espécies medidas foram escolhidas, inicialmente, de acordo com a correspondência aos seguintes quesitos: (1) número de espécies medidas por gênero deve ser proporcional à riqueza registrada do mesmo para as localidades amostradas (um maior número de espécies de *Pheidole*, *Hypoponera* Santschi, 1938 e *Solenopsis* Westwood, 1840, gêneros altamente diversos, foi medida em comparação à *Simopelta* Mann, 1922, por exemplo, por sua vez pouco representado); (2) quanto maior a frequência de ocorrência, maior o número de espécimes medidos por espécie; (3) montagem adequada, possibilitando mobilidade dos apêndices; (4) quando possível, ao menos três espécimes foram medidos. Para espécies polimórficas, apenas as operárias menores foram medidas, como orientado pelo GlobalAnts database (PARR et al., 2017) e a terminologia morfológica utilizada seguiu o proposto por Bolton (1994, 2000) e Keller (2011).

Os espécimes receberam um código de identificação por cor de acordo com o critério de exclusividade, após mensurados: (1) etiquetas verdes para *epigeicas*; (2) pretas para *intermediárias* e (3) marrons para *hipogeicas*. Quando havia mais de um espécime por alfinete, a mensuração era feita no de melhor montagem (apêndices móveis) ou, se ambos estavam adequados, no primeiro de cima para baixo (para facilitar a mobilidade).

3.1.2 Caracteres mensurados

Utilizamos como *proxy* para o hábito de forrageio no estrato subterrâneo, caracteres da morfologia externa diretamente relacionados à locomoção. Adotamos majoritariamente esses caracteres por entender que o deslocamento em ambiente terrestre é energeticamente custoso para os insetos (ALEXANDER, 1982), especialmente para os exclusivamente ambulatoriais e escavadores (VILLANI et al., 1999), como as formigas. Além disso, a maioria dos trabalhos que abordam padrões morfológicos associados ao hábito subterrâneo, levam em consideração medidas ou caracteres qualitativos de estruturas utilizadas no processo de escavação, como pernas e cabeça (HOPKINS; DAVIS, 2009) e não características diretamente associadas à obtenção de recursos (como comumente adotado) (ver: SILVA; BRANDÃO, 2010; GIBB; PARR, 2013;). Como nosso foco são as formigas de solo, avaliar parâmetros associados às possíveis estratégias de deslocamento subterrâneo se mostra de extrema importância para detectarmos a diversidade morfológica nesse estrato.

Os caracteres morfológicos foram observados diretamente nos espécimes, com utilização de estereomicroscópio óptico (Leica, modelo S8AP0, ocular com aumento 16x e objetiva 1.0x), no maior aumento possível, munido de régua reticular micrométrica (escala de 0,01 mm), devidamente acoplada à ocular. Utilizamos alguns caracteres sugeridos pelo Global Ants Database (PARR et al., 2017), além de novos caracteres de acordo com a relevância na determinação das assembleias hipogeicas e epigeicas, definidos *a priori*. Os novos caracteres foram levantados após a observação de cerca de 9.000 espécimes durante a montagem e identificação do material utilizado por Martins (2017) e Martins et al. (2020), mais uma mesma quantidade de material adicional referente às coletas nas regiões Sul (Lauro Muller, Siderópolis e Orleans) e Leste (Joinville, Blumenau e Timbó) de Santa Catarina.

Ao todo foram listados 61 caracteres (Tabela 1), com ênfase nas pernas e mesossoma (por serem partes anatômicas diretamente relacionadas ao *proxy* supracitado) (Apêndice A). Destes, 44

são contínuos (comprimento e largura medidos em milímetros), sete são categóricos (sendo a medida do hábito e subfamília os oitavo e nono caracteres na matriz) e 10 são baseados em mensuração aproximada de área.

Além dos caracteres contínuos, foram elencados inicialmente sete caracteres categóricos (ordinais e nominais) : (1) número de segmentos antenais (NSA) – contagem dos artículos antenais desde o escapo; (2) junção promesonotal (PMST) – nível de fusão entre pronoto e mesonoto definido por Keller (2011, fig. 21), definido na planilha como móvel (articulado), impressa (suturado) ou ausente; (3) Coloração dominante (SCOL), categorizada a partir do sugerido por Parr et al. (2017, Fig.S15b) – equivalentes às cores 15, 16 17 foram notadas como “AMARELO”, 18 e 19 como “CAST_AMARELO”, 20 E 21 como “CAST_VERM”, 22 e 8 como “MARROM_VERM”, 23 e 24 como “MARROM” e 8 como “PRETO”; (4) formato do espiráculo propodeal (SPS), notado como oval ou circular; (5) pilosidade mesossomal (MEP), notada como densa, semidensa, esparsa, semiesparsa e ausente (do maior para o menor grau de concentração de pelos longos e eretos – acima de 15, entre 10 e 15, entre 5 e 10, até 5 e nenhum, respectivamente); (6) esculturação (SCULP), adaptada de Parr et al. (2017, Table S1), aqui notada como nominal de acordo com o aspecto geral do corpo (especialmente o mesossoma), 1 = “AUSENTE”, 2 = “INTERMEDIARIA” e 3 = “ESCULPIDA”; e (7) pilosidade nos tarsômeros (TPIL), notada com as mesmas categorias de MEP.

Para o cálculo das áreas, escapos, coxas e trocanteres foram geometrizados como trapézios (pois, em sua grande maioria, largura proximal e distal não eram iguais) (Apêndice A). A fórmula para o cálculo da área do trapézio (1) é:

$$At = \frac{B+b}{2} * h \quad (1)$$

Sendo B a largura proximal, b a largura distal e h o comprimento.

Já a fórmula das áreas dos fêmures (anterior, médio e posterior) (2) foram deduzidas a partir da área do trapézio. A partir das medidas lineares tomadas, podemos considerar um fêmur como a soma de dois trapézios (Apêndice A). Dessa forma,

$$Af = \left(\frac{Bp + bm}{2} * H \right) + \left(\frac{Bd + bm}{2} * H \right), \text{ para } H = \frac{C}{2}$$

$$Af = H \left(\frac{Bp + bm}{2} + \frac{Bd + bm}{2} \right)$$

$$Af = H \left(\frac{2bm + Bp + Bd}{2} \right)$$

$$Af = H(bm + Bp + Bd) \quad (2)$$

Onde: Bp é a largura proximal, bm é a largura da região mediana do fêmur, Bd é a largura distal e H é a altura do trapézio, equivalente à metade do comprimento do fêmur (C).

Uma consideração importante é registrar a limitação na utilização de formigas já montadas para a completa observação das pernas. Nesse caso, uma montagem correta e cuidadosa é fundamental. Um dos nossos critérios para a escolha dos espécimes utilizados passava pela separação de espécimes bem montados. O que incluía, preferencialmente, espécimes colados cuidadosamente no triângulo a partir da lateral do mesossoma (lado esquerdo) e não na porção ventral da formiga (entre os segundo e terceiro par de pernas, de acordo com Latke, 2000).

Para fins de organização, cada espécie recebeu um código (SP1 a SP224), identificando a ordem das mensurações.

TABELA 1 – Lista de caracteres avaliados. Caracteres sem indicação são contínuos (mensurados em mm); () caracteres categóricos. Abreviações feitas a partir das descrições dos caracteres em inglês. Caracteres mensurados primariamente neste trabalho, estão indicados como DZUP.**

	CARÁTER	ABREVIÇÃO	REFERÊNCIAS
CABEÇA			
1	Comprimento da cabeça	HL	Kaspari; Weiser, 1999; Yanoviak; Kaspari, 2000; Parr et al., 2003; Sarty et al., 2006; Bihn et al., 2010; Silva; Brandão, 2010; Yates et al., 2014; Schofield et al., 2016; Parr et al., 2017; Peeters et al., 2017
2	Máxima largura da cabeça	HMW	Kaspari, 1992; Kaspari, 1993; Kaspari, 1996; Kaspari; Weiser, 1999; Parr et al., 2003; Silva; Brandão, 2010; Yates et al., 2014; Schofield et al., 2016; Parr et al., 2017
3	Comprimento do escapo	SL	Weiser; Kaspari, 2006; Silva; Brandão, 2010; Yates et al., 2014; Gibb et al., 2015; Parr et al., 2017; Sosiak; Barden 2020
4	Largura proximal do escapo	SWP	DZUP
5	Largura distal do escapo	SWD	DZUP
6	Distância interocular	IOW	Silva; Brandão; Gibb; Parr, 2013; Schofield et al., 2016; Parr et al., 2017
7	Número de segmentos antenais **	NSA	DZUP
8	Área do escapo	SA	DZUP
MESOSSOMA			
9	Largura do pronoto em vista dorsal	PWDV	Kaspari; Weiser, 1999; Sarty et al. 2006; Silva; Brandão, 2010; Schofield et al., 2016; Parr et al., 2017

10	Comprimento do pronoto em vista dorsal	PLDV	DZUP
11	Altura da face dorsal do pronoto à inserção da perna anterior	HPr	DZUP
12	Altura da face dorsal do mesonoto + mesepisterno à inserção da perna média	HMe	DZUP
13	Altura da face dorsal do propódeo à inserção da perna posterior	HPrp	DZUP
14	Diferença de altura entre porção mais alta do mesossoma e o propódeo	HPP	DZUP
15	Junção promesonotal **	PMST	Keller, 2011
16	Comprimento de Weber	WeL	Silva; Brandão, 2010; Gibb; Parr, 2013; Gibb et al., 2015;
17	Coloração do espécime **	SCOL	Parr et al., 2016; Schofield et al., 2016; Parr et al., 2017
18	Formato do espiráculo propodeal **	SPS	DZUP
19	Máximo comprimento do espiráculo propodeal	PSWmax	DZUP
20	Pilosidade mesossomal **	MEP	DZUP
21	Esculturação do espécime**	SCULP	Parr et al., 2017
PERNAS			
22	Largura proximal do trocâter anterior	WTr1	DZUP
23	Largura distal do trocâter anterior	WTr1.2	DZUP
24	Comprimento do trocâter anterior	LTr1	DZUP
25	Largura proximal do trocâter médio	WTr2	DZUP
26	Largura distal do trocâter médio	WTr2.2	DZUP
27	Comprimento do trocâter médio	LTr2	DZUP
28	Largura proximal do trocâter posterior	WTr3	DZUP
29	Largura distal do trocâter posterior	WTr3.2	DZUP
30	Comprimento do trocâter posterior	LTr3	DZUP
31	Largura proximal da coxa anterior em vista lateral	WC1	DZUP
32	Largura distal da coxa anterior em vista lateral	WC1.2	DZUP
33	Comprimento da coxa anterior	LC1	Sosiak; Barden, 2020
34	Largura proximal da coxa média em vista lateral	WC2	DZUP
35	Largura distal da coxa anterior em vista lateral	WC2.2	DZUP
36	Comprimento da coxa média	LC2	DZUP
37	Largura proximal da coxa posterior em vista lateral	WPHC	DZUP
38	Largura distal da coxa posterior em vista lateral	WDHC	DZUP
39	Comprimento da coxa posterior	LHC	DZUP

40	Largura proximal do fêmur anterior	PFWF	DZUP
41	Largura da região mediana do fêmur anterior	MFWF	DZUP
42	Largura distal do fêmur anterior	DFWF	DZUP
43	Comprimento do fêmur anterior	FFL	DZUP
44	Largura proximal do fêmur médio	PFWMe	DZUP
45	Largura da região mediana do fêmur médio	MFWMe	DZUP
46	Largura distal do fêmur médio	DFWMe	DZUP
47	Comprimento do fêmur médio	MeFL	Yates et al., 2014
48	Largura proximal do fêmur posterior	PFWH	DZUP
49	Largura da região mediana do fêmur posterior	MFWH	DZUP
50	Largura distal do fêmur posterior	DFWH	DZUP
51	Comprimento do fêmur posterior	MFL	Feener et al., 1988; Kaspari; Weiser, 1999; Parr et al., 2003; Gibb; Parr, 2010; Silva; Brandão, 2010; Gibb; Parr, 2013; Yates et al., 2014; Gibb et al., 2015; Schofield et al., 2016; Sosiak; Barden, 2020
52	Área do trocânter anterior	ATr1	DZUP
53	Área do trocânter médio	ATr2	DZUP
54	Área do trocânter posterior	ATr3	DZUP
55	Área da coxa anterior	FCA	DZUP
56	Área da coxa média	MCA	DZUP
57	Área da coxa posterior	HCA	DZUP
58	Área do fêmur anterior	FFA	DZUP
59	Área do fêmur médio	MeFA	DZUP
60	Área do fêmur posterior	MFA	DZUP
61	Pilosidade nos tarsômeros **	TPIL	DZUP

Fonte: A autora, 2021.

3.1.3 Determinação de padrão morfológico

Todas as variáveis contínuas (a partir dos dados brutos) foram submetidas previamente à análise gráfica via *boxplot* (Apêndice C) para verificar a normalidade de distribuição dos dados, além de realizarmos *Shapiro test*. A partir do Shapiro, todos os caracteres apresentaram não normalidade e foram submetidos ao Teste Kruskal-Wallis para avaliação da relação entre variáveis resposta (medidas lineares e áreas) e preditora (hábito ou subfamília).

Para a redução de dimensões e verificação de correlação entre as variáveis, utilizamos a Análise de Componentes Principais (PCA), a partir da matriz dos dados padronizados via *z score*,

usando o comando *PCA()* pacote *FactorMineR* (HUSSON et al., 2020). Essa mesma análise foi utilizada para avaliar quais caracteres são, de fato, componentes dos morfoespaços hipogeico, intermediário e epigeico e os mais importantes para esta delimitação. Após análise, a seleção dos caracteres de maior poder explicativo se deu pela avaliação dos *loadings* e via inspeção gráfica. Gráficos de contribuição das variáveis foram gerados a partir do comando *fviz_contrib()*, pacote *factoextra* (KASSAMBARA; MUNDT, 2020), indicando o quanto cada variável preditora contribuiu na construção dos componentes principais (PCs). Estes gráficos geram uma linha tracejada que indica a contribuição média caso todas as variáveis tivessem o mesmo peso na constituição do componente (PC). Variáveis que estejam na ou acima da linha são as mais indicadas para explicar a maior variabilidade dos dados.

Para avaliar se o conjunto de características é relacionado ao hábito, utilizamos os *scores* dos (PCs), com maiores *eigenvalues*, em regressão linear e submetemos os modelos à Análise de Variância (ANOVA) e posterior Teste de Tukey. Consideramos o hábito (epigeico, intersticial e hipogeico) e a subfamília como variáveis preditoras dos modelos submetidos às análises e estes foram ajustados a partir do critério Akaike (AIC).

Para avaliar se as características elencadas (a partir da PCA) são eficientes na identificação de espécies que tenham os distintos hábitos (hábito como resposta à combinação das variáveis), realizamos uma Análise Discriminante Linear (LDA), combinando esses dados às variáveis categóricas. Escolhemos a LDA por esta análise maximizar a separação entre categorias conhecidas (avalia a variação entre grupos e não os dados totais). Assim como em Sosiak e Barden (2020), usamos um dataset para testar a separação dos grupos, dividindo de forma aleatória os dados totais (medições das variáveis previamente indicadas pela PCA, das 224 espécies) em “training” (70%) e “test” (30%). As análises e gráficos foram elaborados com auxílio dos seguintes pacotes R (versão 4.0.3, com auxílio da interface RStudio 1.0.3): *vegan* (OKSANEN et al., 2013), *MASS* (RIPLEY et al., 2019), *ggplot2* (WICKHAM et al. 2021).

4 RESULTADOS

Foram mensurados 1071 espécimes, pertencentes a 224 espécies, 49 gêneros e 10 subfamílias. Deste modo, ao todo, foram geradas 65.331 medidas de atributos morfológicos associados a formigas de solo. A partir do critério de exclusividade, adotado previamente, 81 espécies foram classificadas como epigeicas, 43 como hipogeicas e 91 como intermediárias

(Apêndice B). Após a análise de cada variável, via Kruskal-Wallis, obtivemos 8 caracteres que, isoladamente, estão relacionados apenas ao hábito: HMW, SL, FFL, MeFL, MFL, SA, MeFA e MFA.

Após realização da PCA com os dados lineares e áreas (Tabela 2), houve a redução de 54 caracteres contínuos para 19 (Fig. 2A), com o eixo formado pelas áreas (PC1) explicando 53.5% e o eixo formado pelas medidas lineares (tamanho) (PC2), 41.75% (Fig. 2B). Como os dois primeiros componentes explicam 95.25% da variação dos dados, consideramos apenas os *scores* destes como variáveis resposta aos modelos submetidos ao ANOVA (PCs ~Hábito*Subfamília). Também foi possível visualizar uma grande sobreposição dos morfoespaços entre as três categorias: hipogeicas, intersticiais e epigeicas (Fig. 3).

TABELA 2– Loadings, Eigenvalues e Porcentagem (%) de variância para os componentes 1 (53.5%) e 2 (41.75%), gerados a partir da Análise de Componentes Principais (PCA) dos dados totais (lineares e áreas). Valores em negrito: 19 caracteres mais relevantes na constituição dos dois componentes associados. (*) $p < 0.05$, calculados a partir de Kruskal-Wallis para as variáveis Hábito e Subfamília.						
Caracteres	PC1	PC2	Loadings	% Variância	Hábito p value	Subfamília p value
MeFL	0.00128	0.98799	6.25E-05	0.000356	1.45E-05*	0.9182
WeL	0.001705	0.987293	0.012309	0.0701	0.002592*	1.54E-05*
MFL	0.000883	0.986179	3.37E-05	0.000192	5.06E-06*	0.9038
FFL	0.0013	0.983881	0.000107	0.000611	9.78E-05*	0.537
LHC	0.003436	0.982993	0.000216	0.001228	0.005427*	9.54E-06*
WC1.2	0.002787	0.977401	0.000794	0.004521	0.04686*	8.44E-07*
WC1	0.002536	0.975944	0.000942	0.005366	0.01146*	2.73E-05*
WC2	0.003039	0.975361	0.000578	0.003292	0.01259*	6.8E-06*
WPHC	0.002992	0.974831	0.000312	0.001776	0.01344*	2.97E-05*
LC1	0.000451	0.973503	0.000752	0.004285	0.002552*	4.48E-05*
LTr2	0.002764	0.973353	0.004229	0.024087	0.002739*	0.002649*
WC2.2	0.002717	0.971333	0.00048	0.002731	0.05568	4.07E-05*
LC2	0.004047	0.971304	0.000359	0.002044	0.007663*	5.99E-05*
WDHC	0.001825	0.969819	0.000263	0.001499	0.06094*	8.9E-06*
HMW	0.002205	0.968797	7.331591	41.75414	0.001095*	0.1824
WTr1	0.003377	0.968462	0.007645	0.043537	0.03152*	7.37E-07*
WTr1.2	0.003506	0.965698	0.005624	0.032029	0.02755*	3.24E-07*
LTr1	0.001662	0.962101	0.008233	0.046888	6.15E-05*	0.01551*
WTr2.2	0.003842	0.960995	0.002734	0.01557	0.04313*	4.24E-07*
PFWM	0.003086	0.958594	9.02E-05	0.000514	0.04089*	6.84E-07*
MFWM	0.001266	0.95815	7.44E-05	0.000424	0.001627*	0.01266*
LTr3	0.002291	0.957783	0.001647	0.009378	0.000673*	0.01698*

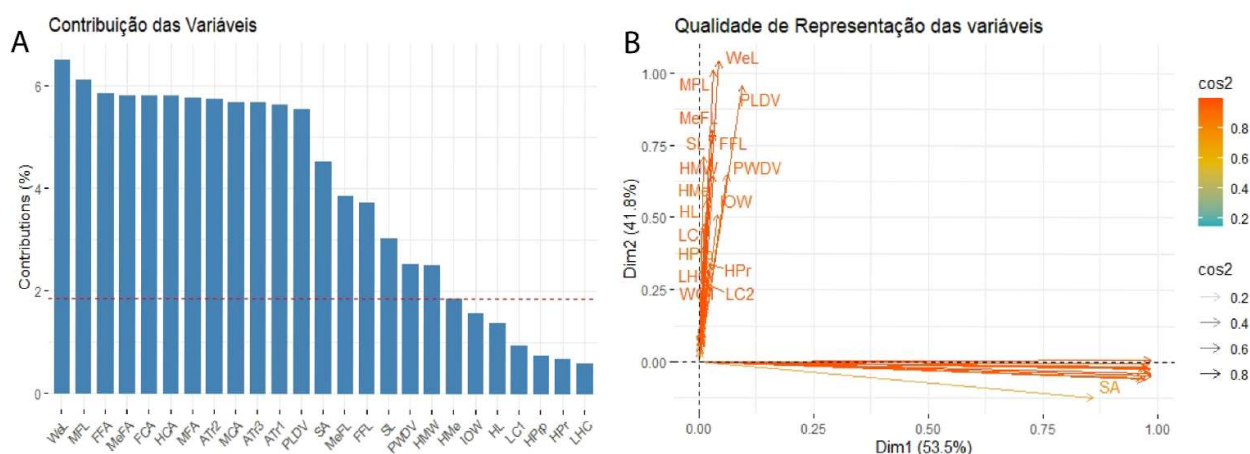
HPr	0.004602	0.957752	0.024418	0.139066	0.004807*	0.000198*
WTr3.2	0.003887	0.952748	0.001217	0.006932	0.03894*	2.44E-07*
WTr3	0.003352	0.952245	0.001484	0.008452	0.3174	8.28E-09*
PLDV	0.00931	0.951962	0.03366	0.1917	0.005215*	0.007063*
DFWM	0.002791	0.951607	8.78E-05	0.0005	0.005895*	2.88E-05*
PFWH	0.001368	0.951319	5.13E-05	0.000292	0.05358	5.01E-08*
DFWF	0.003514	0.944653	0.00012	0.000686	0.02225*	7.17E-07*
DFWH	0.002882	0.943208	3.96E-05	0.000226	0.005366*	3.17E-05*
WTr2	0.002576	0.942666	0.003674	0.020922	0.8054	8.28E-11*
SL	0.000179	0.937176	0.316658	1.803399	3.96E-06*	0.2353
PWDV	0.008073	0.926337	0.050439	0.287257	0.01227*	0.00018*
IOW	0.005492	0.916828	0.068397	0.389529	0.006691*	3.63E-05*
HL	0.000653	0.915802	9.393432	53.49653	0.0152*	6.83E-08*
HMe	0.00089	0.908853	0.022456	0.12789	0.05032	1.68E-07*
MFWH	0.000174	0.901444	3.74E-05	0.000213	0.002556*	0.02373*
HPrp	0.002	0.876093	0.020393	0.11614	0.06403	3.38E-13*
MFWF	0.00186	0.87254	0.000158	0.0009	0.04356*	2.14E-06*
SWP	0.002379	0.844704	0.126895	0.72268	0.1781	1.97E-09*
PFWF	0.00318	0.832667	0.000173	0.000986	0.08565	1.03E-09*
SWD	0.00137	0.805427	0.089707	0.510893	0.005619	1.71E-08*
PSWmax	0.009266	0.728344	0.010353	0.058963	0.3659	0.000376*
HPP	0.005524	0.13884	0.015849	0.09026	0.002012*	3.42E-13*
SA	0.744597	0.015243	2.91E-05	0.000165	0.02654*	8.04E-05
MCA	0.949252	0.003575	1.66E-05	9.43E-05	0.02509*	1.35E-05*
ATr1	0.942084	0.002769	2.66E-05	0.000152	0.005*	0.000235*
FFA	0.978799	0.002315	1.03E-05	5.84E-05	0.006685*	0.001562*
HCA	0.970826	0.001473	1.33E-05	7.58E-05	0.009786*	5.78E-06*
FCA	0.972215	0.000606	1.84E-05	0.000105	0.01675*	8.82E-06*
ATr2	0.962895	0.000347	2.55E-05	0.000145	0.01898*	5.02E-06*
ATr3	0.951067	0.000258	2.19E-05	0.000125	0.01082*	1.76E-05*
MeFA	0.975508	3.32E-05	8.46E-06	4.82E-05	0.000346*	0.1438
MFA	0.965647	3.17E-05	7.69E-06	4.38E-05	0.000151*	0.2049

Fonte: A autora, 2021.

Após realizar a ANOVA, observa-se que PC2 apresenta relação com o hábito ($F= 6.16$; $p= 0.002519$) (Tabela 3), sendo o modelo mais adequado o que considera este componente como variável resposta ($PC2 \sim \text{Hábito}$) ($AIC= 441.2149$; $p= 0.004321$). A partir do teste Tukey, nota-se que os caracteres permitem a distinção do grupo epigeico em relação aos grupos intersticiais e hipogeicos (subterrâneos), mas não entre estes últimos (Fig. 4).

Os gráficos de correlação das espécies com os PC1 e PC2 mostram quais espécies possuem as maiores variações (e consequentemente maior correspondência com os caracteres constituintes dos PCs) (Fig 5 e 6). Observa-se uma maior correlação entre as medidas de área e as espécies de *Pheidole* (espécies 1 a 72), *Hypoponera* (73 a 97) e *Solenopsis* (98 a 118). Já as espécies que apresentam maior variância em relação ao PC2 estão entre as cultivadoras de fungos (120 a 129), além de *Camponotus melanoticus* Emery, 1894, *Crematogaster nigropilosa* Mayr, 1870, *Ectatomma edentatum* Roger, 1863, *Neoponera bucki* (Borgmeier, 1927), *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802) e *O. hastatus* (Fabricius, 1804), *Pachycondyla striata* Smith, 1858 e *P. harpax* (Fabricius, 1804).

FIGURA 2 – Gráficos resultantes da Análise de Componentes Principais (PCA) sobre dados lineares e quadráticos (áreas), expressos para os 25 caracteres que mais contribuem na formação das PCs 1 e 2. A) Contribuição das variáveis para a formação dos componentes principais 1 e 2. B) Qualidade de representação das variáveis.



Fonte: A autora, 2021.

FIGURA 3 – Gráfico de polígonos para demonstrar a distribuição dos caracteres associados ao hábito em formigas de solo a partir medidas lineares e quadráticas (áreas). Epi = Epigeicas; hipo= hipogeicas e inter= inintermediárias.

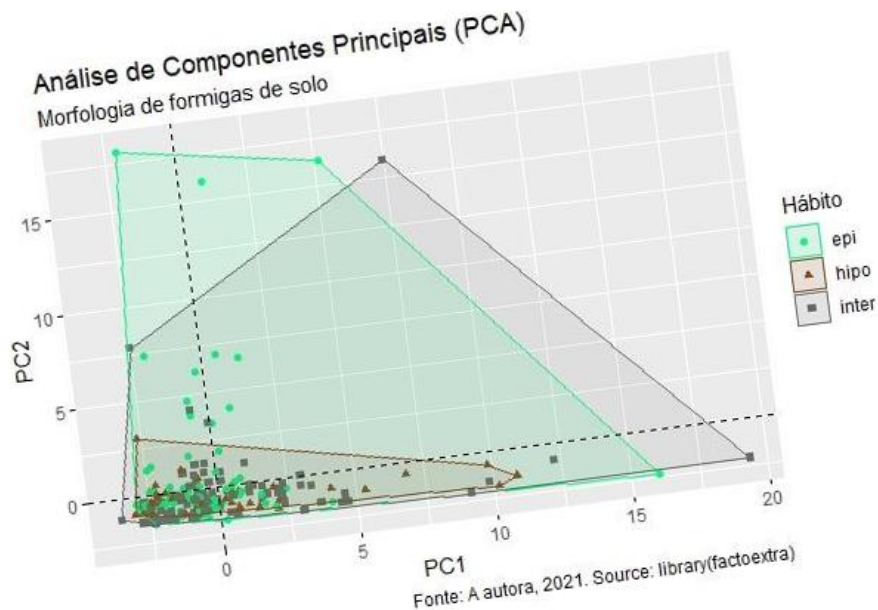
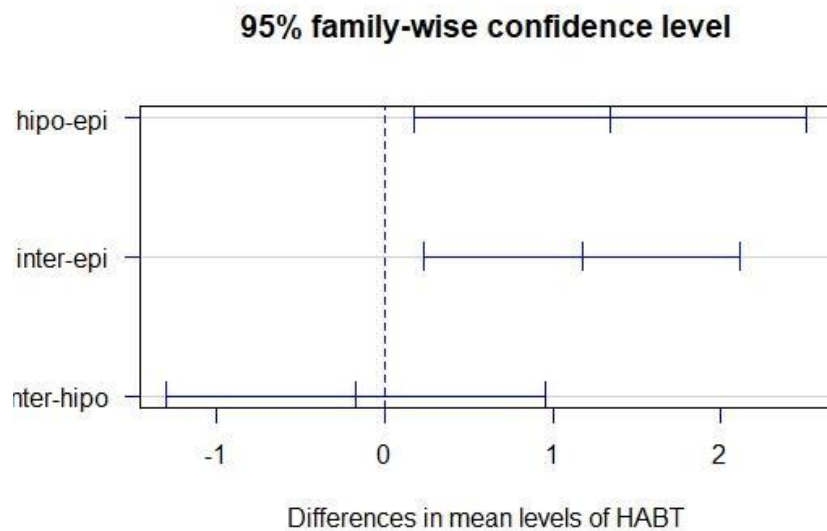


TABELA 2- Resultados da análise de variância (ANOVA) e ajuste de modelo aos dois principais componentes derivados da PCA (% de variância: PC1 - 53.5% e PC2 - 41.45%) realizada com todos os dados (lineares e áreas). (*) $p < 0.05$; Valor em negrito: melhor ajuste de modelo segundo critério Akaike (AIC).

		Df	SumSq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	AIC
PC1	HABT	2	28.64	14.3212	1.5249	0.2199	504.6923
	Residuals	221	2075.49	9.3913			
PC2	HABT	2	78.95	39.476	5.5806	0.004321*	441.2149
	Residuals	221	1563.32	7.074			
PC1+PC2	HABT	2	202.7	101.35	6.3206	0.002141*	624.5272
	Residuals	221	3543.7	16.035			

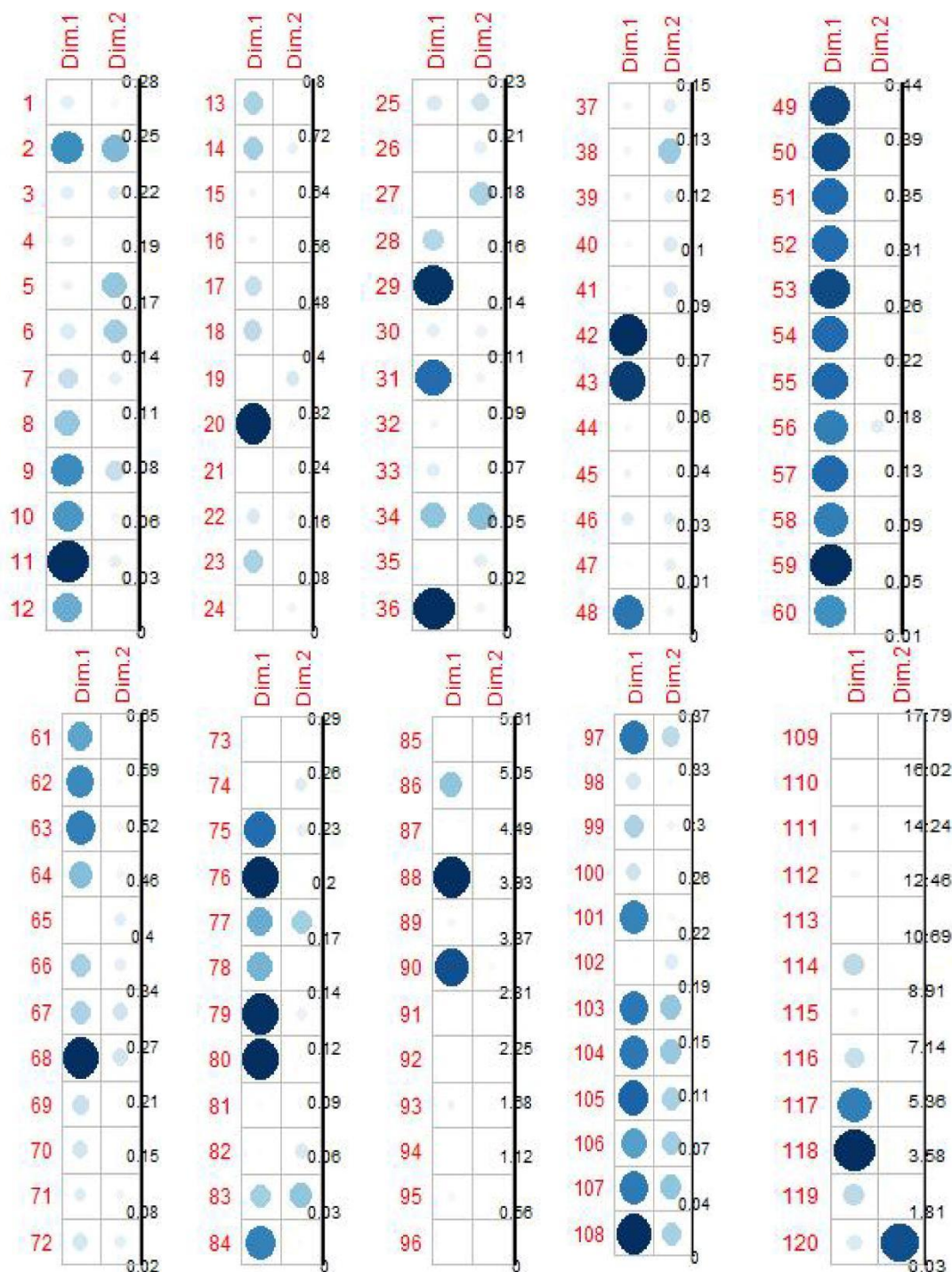
Fonte: A autora, 2021.

FIGURA 4– Gráfico de relação entre categorias geradas pelo Teste Tukey para o modelo PC2~Hábito, utilizado na ANOVA. Separação entre epi (epigeicas), inter (intermediárias) e hipo (hipogeicas).



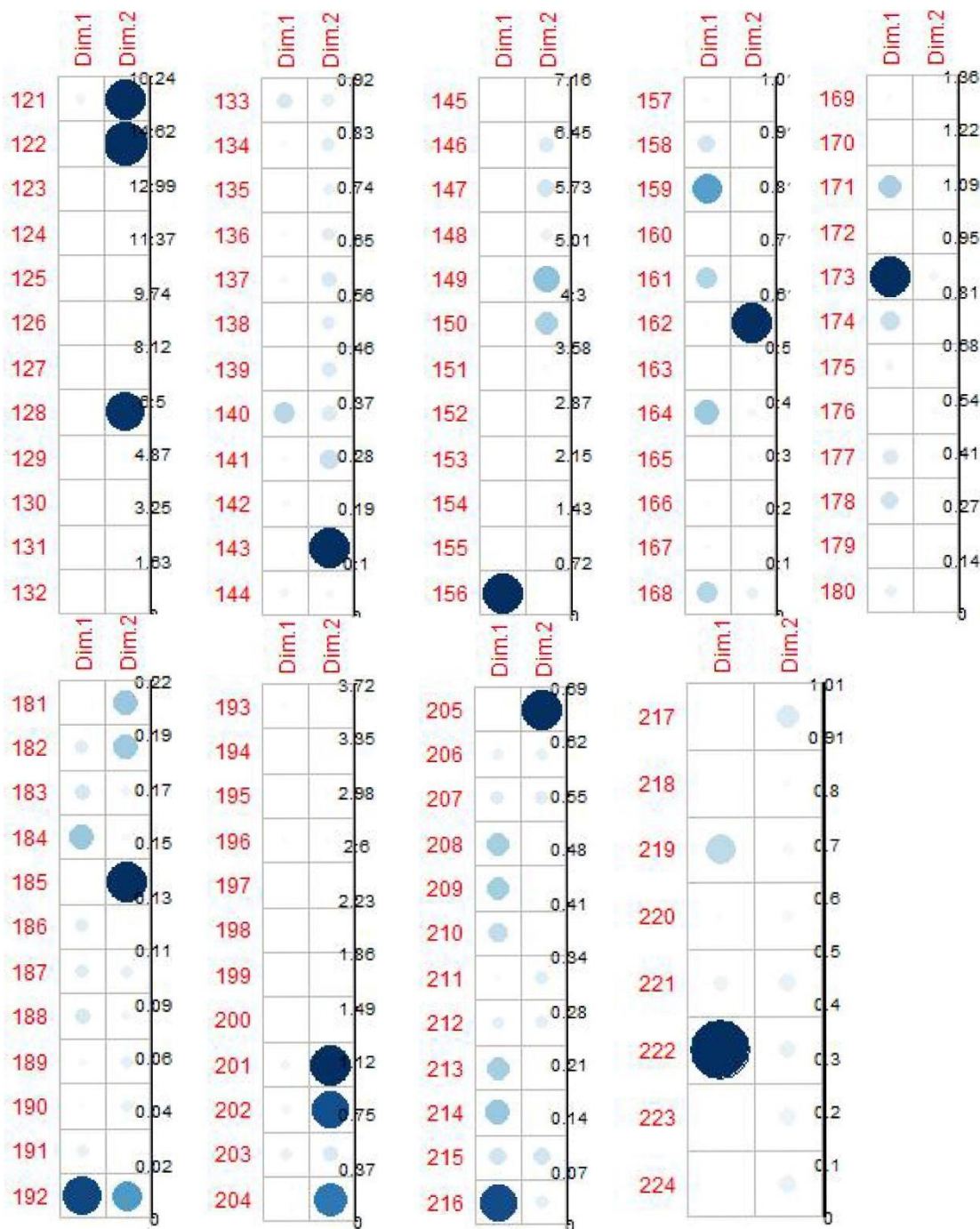
Fonte: A autora, 2021.

FIGURA 5— Gráfico de correlação entre espécies e as PCs (Dim 1 = PC1; Dim 2 = PC2), após Análise de Componentes Principais (PCA). Quanto maior e mais escuro o círculo, mais relacionado com os eixos área (PC1) e tamanho (PC2). Números de 1 a 120 correspondem às espécies mensuradas.



Fonte: A autora, 2021.

FIGURA 6— Gráfico de correlação entre espécies e as PCs (Dim 1 = PC1; Dim 2 = PC2), após Análise de Componentes Principais (PCA). Quanto maior e mais escuro o círculo, mais relacionado com os eixos área (PC1) e tamanho (PC2). Números de 121 a 224 correspondem às espécies mensuradas.



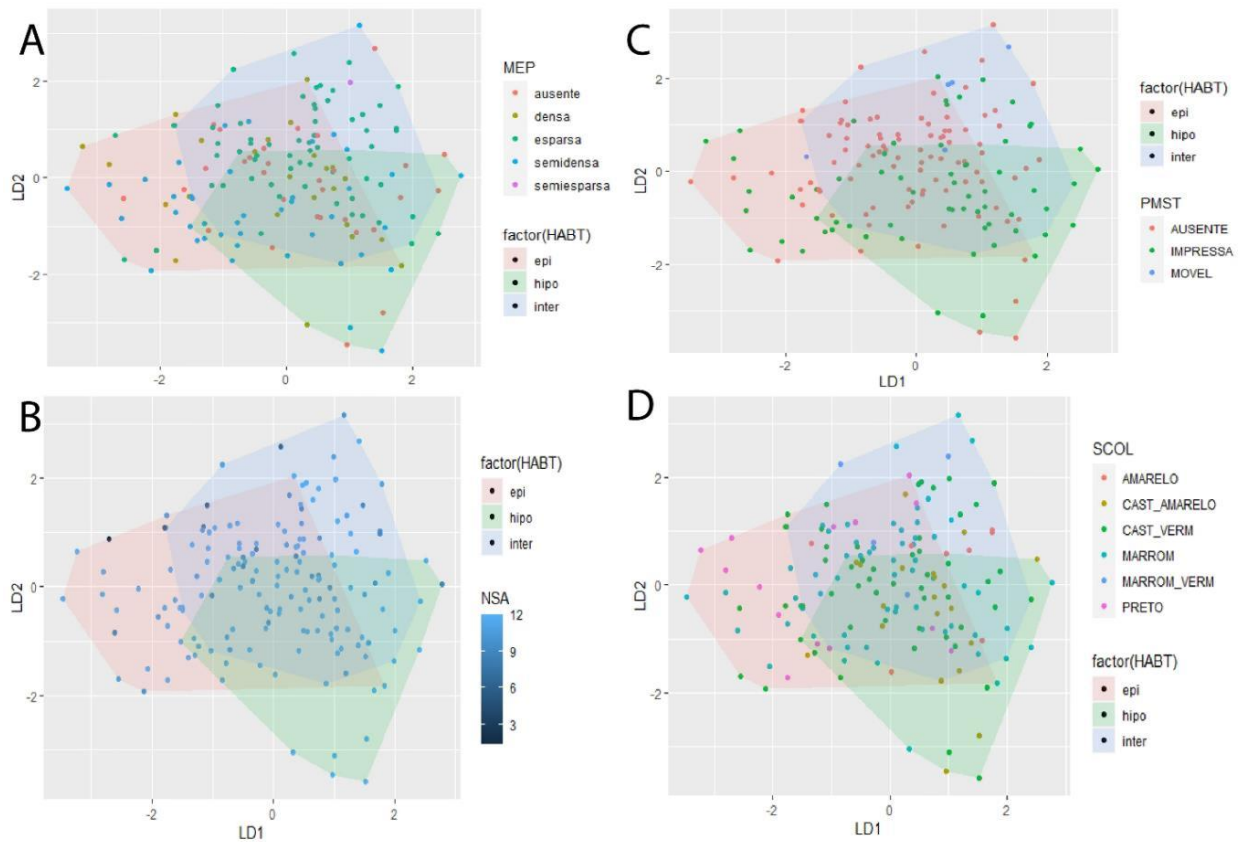
Fonte: A autora, 2021.

Em relação à LDA, realizada a partir dos 19 caracteres resultantes da PCA, o modelo utilizado é capaz de prever com 51.5% de acurácia o pertencimento de uma espécie a um dos três hábitos, a partir da comparação com nossos dados. Já a probabilidade posterior, associada a cada grupo, corresponde a 31.9%, 47.5% e 20.6% para epigeicas, intermediárias e hipogeicas, respectivamente. O LD1 corresponde à 61.89% dos dados e o LD2 ao restante (38.11%). A partir dos dados para treinamento, o número de espécies que são classificadas como hipogeicas é 19.73%, intermediárias 40.78% e epigeicas 39.47% (Fig. 7 e 8).

Apesar da grande sobreposição de características, os gráficos e sinais dos coeficientes gerados nesta análise (Tabela 4), indicam que as espécies hipogeicas tendem a possuir menores comprimento de escapo (SL), largura máxima da cabeça (HMW), altura do mesonoto + mesepisterno (HMe), fêmur anterior (FFL), área do trocânter posterior (ATr3) e área da coxa anterior (FCA) e maiores larguras do pronoto (PWDV), comprimento de Weber (WeL) e área da coxa posterior (HCA). As epigeicas tendem a ter cabeças mais largas, escapo e fêmures mais longos (anteriores e médios), maior área do trocânter posterior e da coxa anterior e HMe maior, além de terem maior tendência à coloração preta que as demais. As espécies intermediárias podem ter cabeça mais larga (polígono variando mais no eixo LD2), fêmur posterior mais longo e área da coxa média maior em relação às hipogeicas.

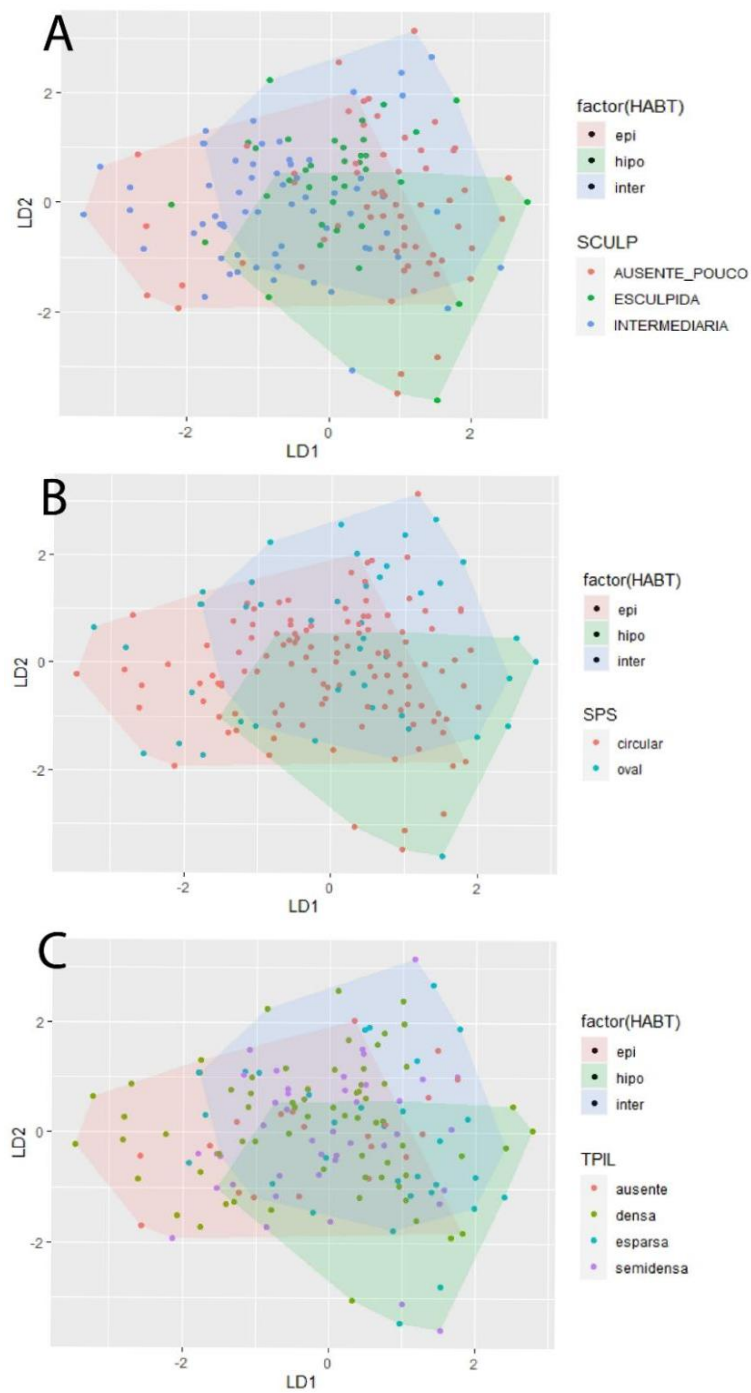
Embora os caracteres categóricos não tenham sido testados quanto à sua relação com o hábito, na LDA foi possível avaliar que espécies epigeicas tendem a possuir pilosidade tarsal de esparsa a densa, espiráculo oval (embora esse formato seja um artefato da visualização, ver detalhes no Apêndice A), junção promesonotal móvel e formigas com coloração escura (preta). Referente às cores, as diferentes gradações e tons encontram-se difusos no morfoespaço (ver Fig. 7D).

FIGURA 7 – Representação gráfica da Análise Discriminante Linear (LDA) em relação aos hábitos epigeico, intersticial e hipogeico (LD1 = 61.89%, LD2 = 38.11%). A) Pontos indicam MEP (Pilosidade mesossomal); B) NSA (Número de artículos antenais); C) PMST (Sutura Promesonotal); D) SCOL (Coloração nominada após identificação de acordo com a gradação apresentada no GlobalAnts Database).



Fonte: A autora, 2021.

FIGURA 8– Representação gráfica da Análise Discriminante Linear (LDA) em relação aos hábitos epigeico, intersticial e hipogeico (LD1 = 61.89%, LD2 = 38.11%). Pontos indicam A) SCULP (Esculturação de acordo com o sugerido no GlobalAnts Database); B) SPS (Formato do espiráculo propodeal); C) TPIL (Pilosidade tarsal).



Fonte: A autora, 2021.

TABELA 4- Coeficientes dos discriminantes lineares, gerados a partir da Análise de Discriminantes Lineares (LDA).										
LD1	HMW	SL	PWDV	PLDV	HMe	WeL	FFL	MeFL	MFL	
	-0.075	-0.724	2.104	0.948	-1.03	1.595	-4.62	15.87	-12.4	
	SA	ATr1	ATr2	ATr3	FCA	MCA	HCA	FFA	MeFA	
	-0.64	0.347	-0.487	-1.018	-0.600	-2.136	3.119	1.0465	0.863	
	MFA	PTdensa	TPIL_ esparsa	TPIL_ semidensa	CAST_ AMAR	CAST_V ERM	MAR ROM	MAR_V ERM	PRET O	
	-0.377	-0.370	-0.114	-0.214	-0.534	-0.651	-0.916	-0.0829	-1.569	
	MEP - densa	MEP_ esparsa	MEP_ semidensa	MEP_ semies parsa	PMST_ IMPR	PMST_ MOVEL	ESCU LPID A	INTER MEDIA RIA	SPS_ oval	NSA
	0.1003	0.283	-0.347	0.984	0.264	-0.254	-0.569	-1.037	0.331	0.273
LD2	HMW	SL	PWDV	PLDV	HMe	WeL	FFL	MeFL	MFL	
	1.379	0.247	-0.202	0.182	1.401	-5.75	1.320	5.556	-1.523	
	SA	ATr1	ATr2	ATr3	FCA	MCA	HCA	FFA	MeFA	
	-0.701	0.587	-1.10	1.192	0.068	-0.557	-1.365	1.883	1.999	
	MFA	TPIL_ densa	TPIL_ esparsa	TPIL_ semide nsa	CAST_ AMAR	CAST_V ERM	MAR ROM	MAR_V ERM	PRET O	
	-2.165	0.406	0.111	0.150	-1.076	-0.826	-0.729	-1.690	1.273	
	MEP - densa	MEP_ esparsa	MEP_ semidensa	MEP_ semies parsa	PMST_ IMPR	PMST_ MOVEL	ESCU LPID A	INTER MEDIA RIA	SPS_ oval	NSA
	-0.881	-0.219	-1.416	3.009	-0.787	1.332	-0.401	-0.653	1.004	- 0.055

Fonte: A autora, 2021.

5 DISCUSSÃO

5.1 RESPOSTAS FENOTÍPICAS EM FORMIGAS DE SOLO

Este é o primeiro trabalho que avalia conjuntos de caracteres morfológicos com foco em formigas de solo. Os dados aqui obtidos e analisados não permitiram a delimitação de um padrão morfológico conspícuo e específico para formigas hipogeicas. Ainda assim, esta delimitação foi possível quando consideramos as formigas subterrâneas (intermediárias e hipogeicas) em relação às epigeicas. Nossos resultados corroboram os de Kaspari; Weiser (1999), Gibb e Parr (2010), Silva; Brandão e Sosiak; Barden (2020): as espécies epigeicas tendem a ter fêmures anteriores mais longos e cabeças mais largas, enquanto as subterrâneas tendem a ter cabeças mais estreitas e fêmures mais curtos.

Essa configuração corporal em formigas subterrâneas permite a locomoção nos interstícios, de maneira similar às formigas epigeicas de serrapilheira que levaram à formulação da “size-grain hypothesis” (KASPARI; WEISER, 1999). Esta hipótese foi desenvolvida a partir das espécies de serrapilheira e elucida que as menores tendem a explorar os interstícios deste ambiente, enquanto as espécies maiores predominam na superfície (WEISER; KASPARI, 1999). Já foi confirmada em trabalhos sob condições naturais ou artificiais para formigas de serrapilheira (SARTY et al., 2006; GIBB; PARR, 2010; SOSIAK; BARDEN, 2020). Porém, sua aplicação não foi confirmada em ambientes de dossel (considerados menos complexos pelos autores), de modo que espécies arbóreas não apresentaram tamanho maior que as de serrapilheira (YANOVIK; KASPARI, 2000).

Como o solo é um ambiente complexo, podemos considerar que a “size-grain hypothesis” se aplicaria também a este habitat. Uma vez que a complexidade da superfície é medida pela heterogeneidade e cobertura do solo (que geram interstícios) (KASPARI; WEISER, 1999), o solo também apresenta elementos que vão aumentar ou diminuir a quantidade de interstícios (elementos que integrarão a heterogeneidade). De acordo com Verruijt (2006), os seguintes elementos podem definir a heterogeneidade do solo: rigidez dependente do nível de estresse (relacionado à quantidade de pressão externa sob o solo), deformação (que depende da granulometria do solo, solos arenosos deformam mais, por exemplo), dilatância (propriedade de mudar de estado em função da pressão e composição mineral), quantidade de água adsorvida e a variabilidade química (em termos de composição macroestrutural – compostos dominantes). Esses fatores podem ser considerados como componentes da complexidade do solo alterando a quantidade e disponibilidade

de interstícios. Porém, essa proposição precisa ser melhor testada, uma vez que não avaliamos esses fatores.

Segundo Wu et al., (2015), corpos mais alongados favorecem a escavação de túneis mais estreitos. Esse pode ser um fator a ser testado futuramente, uma vez que nossos resultados mostraram que o comprimento de Weber, a largura do pronoto e a altura do mesonoto mais mesopleura são maiores nas espécies subterrâneas e menores nas epigeicas. Ou seja, formigas subterrâneas tendem a ter o pronoto mais largo e corpo alongado, enquanto as epigeicas tem pronoto estreito e corpos mais curtos. Formigas são excelentes escavadoras, sendo um dos principais organismos responsáveis pelos processos de bioturbação do solo (BOTINELLI et al., 2015). Apesar disso, pouco sabemos sobre os processos e mecanismos envolvidos na escavação feita por formigas.

Segundo Yates et al., (2014) o comprimento de Weber e do escapo são medidas que possuem sinal filogenético, sendo difícil separar os efeitos filogenéticos dos ambientais. Como a origem e diversificação das formigas pode ter ocorrido primariamente no subsolo a partir de um ancestral subterrâneo (LUCKY et al., 2013), a prevalência desses caracteres em formigas subterrâneas seria esperada especialmente nas pertencentes às subfamílias constituintes do clado Poneróide (BRANSTETTER et al., 2017). As espécies aqui classificadas como subterrâneas (e com 51.5% de chance de assim serem classificadas, dada a acurácia do modelo da LDA), pertencem a todas as dez subfamílias mensuradas, não apenas às mais basais (clado Poneróide). Os caracteres corpo alongado e escapos mais curtos (presentes nas subterrâneas), aparentemente estão presentes tanto nos gêneros poneróides (como *Hypononera*), como em gêneros que não são comumente considerados subterrâneos, *Pheidole* por exemplo, indicando uma possível conservação de caracteres associados ao solo.

Sosiak e Barden (2020) identificaram várias origens para as convergências morfológicas em formigas e sugerem que há formação de ecomorfos (integração de caracteres que definem grupos de morfologia similar, não relacionados filogeneticamente, para a ocupação de um mesmo nicho). Apesar de ser um sistema de baixa produção de diversidade (NEVO, 1979), não sabemos como o solo pode atuar junto às formigas tanto na escala micro quanto macroadaptativa, embora haja evidências de que este estrato atua ativamente como filtro nos processos de seleção em outros grupos (ver: NEVO, 1979; NEVO, 1995; VILLANI et al., 1999; WU et al., 2015).

As variáveis associadas às pernas foram promissoras na distinção de hábitos subterrâneos e epigeicos, assim como as áreas dos fêmures, trocanteres e coxas. Das 20 variáveis de maiores *loadings* (na PCA), 16 são relacionadas às pernas (ver Tabelas 1 e 2, Apêndice A). Esse resultado reforça a necessidade de olharmos para os apêndices locomotores a partir de uma outra perspectiva, explorando características que ainda não foram utilizadas e/ou que possam ter sido pouco exploradas, como as medidas de área dos segmentos das pernas.

Alexander (1982, 1984) cita a importância do movimento para todos os animais e indica o movimento cursorial (andar e correr) e de escavar como os mais custosos energeticamente. Em mamíferos e répteis fossoriais, as pernas mais curtas e fortes favorecem o deslocamento no solo por otimizar a força utilizada no processo de escavação e assim diminuir o gasto de energia (WU et al., 2015). Pouco sabemos sobre os processos de locomoção, metabólicos e mecânica do movimento associados às formigas.

Zollikofer (1994a, b, c) realizou uma série de experimentos em que avaliou o tamanho do passo (distância entre as pernas anterior e posterior de um mesmo lado), alteração na angulação da direção e velocidade do movimento cursorial de formigas dos gêneros *Cataglyphis* e *Lasius*. Encontrou que há diferenças entre as espécies na forma como o movimento ocorre sob alta velocidade. Seild e Wehner (2008) também encontraram diferenças na forma com que espécies de *Cataglyphis* (uma arbórea e uma de serrapilheira) e deslocam e sugerem que há diferença entre os mecanismos de locomoção das espécies. Associando as elucidações destes autores e nossos resultados, podemos afirmar que há muita informação sendo perdida pela não utilização dos apêndices locomotores, especialmente no que se refere a estudos que envolvem comparação morfológica entre grupos distintos.

Nossos resultados mostram que os comprimentos dos fêmures anterior e médio para as espécies epigeicas e posterior para as subterrâneas, podem ser utilizados como caracteres distintivos destes hábitos. Diferenças entre os comprimentos das três pernas e entre espécies já foram constatadas para as espécies termofílicas e não-termofílicas de *Cataglyphis*. Nessas espécies há uma distinção do comprimento das pernas entre as que se encontram ao longo do eixo norte-sul global (comprimentos maiores ocorrem mais próximos à linha do Equador) e há uma relação alométrica entre as pernas (sendo a anterior menor em relação à média e estas menores em relação à posterior) (SOMMER; WEHNER, 2012). Como nossos resultados mostram fêmures como caracteres relevantes, uma investigação mais acurada acerca da aplicabilidade das medidas das

pernas também na separação de espécies pode trazer resultados interessantes como os de Sommer e Wehner (2012).

Além disso, a maior contribuição do PC1 (áreas), embora não esteja associada ao hábito, está relacionada às espécies de *Pheidole*, *Hypoponera* e *Solenopsis*. A separação das espécies destes gêneros, de alta diversidade, pode se beneficiar da utilização das medidas de áreas sugeridas pelo presente trabalho. A utilização das medidas lineares de comprimento das três pernas (especialmente as dos fêmures e coxas), para estes gêneros, também pode agregar conhecimento acerca do hábito em função do estrato ocupado e/ou de forrageio (como feito por Sommer e Wehner (2012) para a termofilia).

Das espécies consideradas hipogeicas *sensu* Wong e Guenárd (2017), ou seja, que possuem morfologia criptobiótica, (como *Fulakora elongata* (Santschi, 1912), *Neocerapachys splendens* Borgmeier, 1957, *Typhlomyrmex major* Santschi 1923, e *T. pusillus* Emery 1894, algumas espécies do gênero *Hypoconera*, *Simopelta curvata* (Mayr, 1887), *Sphinctomyrmex stali* Mayr, 1866), não há, majoritariamente, associação ao eixo PC2 (tamanho). Ou seja, apesar das características (cabeças mais estreitas, maior WeL e pronoto mais largo, fêmures mais curtos) estarem presentes nessas espécies, não podem ser atribuídas ao hábito. Estas espécies também apresentam maior relação com o eixo PC1 (áreas). Como não testamos sinais filogenéticos, não podemos explorar mais detalhadamente esta relação.

Uma característica que as espécies apresentam e que é constantemente associada à “morfologia hipogeica” é a cor “pálida” (ANDERSEN, 1991; DELABIE et al., 2000; WONG; GUENÁRD, 2017). Avaliamos as cores e as espécies hipogeicas apresentaram tendência a ter todas as colorações, menos a preta (que em nosso conjunto de dados foi predominante nas espécies de *Camponotus*). Mais uma evidência de que uma morfologia criptobiótica (coloração clara ou ausente) não necessariamente está relacionada ao ambiente subterrâneo.

Dois gêneros em que as espécies são constantemente classificadas como hipogeicas são *Acropyga* Roger, 1862 e *Tranopelta* Mayr, 1866. No entanto, as espécies *Tranopelta gilva* Mayr, 1866 e *Acropyga goeldii* Forel 1893 aparecem em nossos registros como intermediárias. Somente *Acropyga decedens* (Mayr, 1887) foi registrada como hipogeica. Nenhuma das espécies de *Acropyga* avaliadas aqui possui as características elencadas a partir das análises (para os respectivos hábitos). Já *T. gilva* apresenta relação com o PC1, não havendo relação entre a variação deste e o hábito. Estes resultados corroboram os encontrados por Delabie et al. (2000), que sugerem

que apesar de possuírem morfologia criptobiótica e viverem em raízes de plantas (onde atendem hemípteros), as espécies do gênero *Acropyga* e *Tranopelta* não são hipogeicas e sim subterrâneas.

Até o presente o momento, a maior parte das classificações funcionais de formigas de solo, no Brasil, seguem a proposta de Delabie et al. (2000). Esta baseia-se em descrições elaboradas a partir de características associadas às estratégias de forrageamento, alimentação e nidificação, fornecidas pelos autores sem critérios objetivos para a delimitação. Estas características são eficientes ao que se propõem (delimitar predadores vs. onívoros, espécies dominantes e níveis de competição), porém existe uma sobreposição de caracteres que mascara o estrato de ocorrência. De acordo com os autores supracitados, tanto espécies de solo quanto de serrapilheira podem ser crípticas.

A dificuldade em estabelecer uma relação, a mais próxima do real, entre espécies subterrâneas e caracteres morfológicos que propiciem o reconhecimento dessas espécies, está na ampla utilização da morfologia críptica (que é convergente para distintos locais, como cavernas, fendas, solo, interstício da serrapilheira) como *proxy* para habitar o solo, além de determinações arbitrárias como as realizadas a partir de caracteres subjetivos.

De acordo com Johansson (2016), a atribuição de uma qualificação subjetiva (em que a entidade/símbolo não existe sem uma classificação intencional, caso dos grupos funcionais gerados a partir de caracteres arbitrários) pode gerar incertezas, sendo fundamental a objetividade durante o processo de classificação (mesmo que sejam utilizados critérios qualitativos). Essas incertezas (como a atribuição de caracteres não necessariamente associados ao estrato subterrâneo às espécies que nele habitam), podem ser minimizadas se estabelecermos conjuntos de caracteres de fato relacionados com os ambientes ocupado. Essa propagação de incertezas é o que, basicamente, vem acontecendo em relação às espécies de solo até o momento.

5.2 CONSIDERAÇÕES SOBRE AS TERMINOLOGIAS UTILIZADAS PARA FORMIGAS DE SOLO

Como já enunciado por Silva e Feitosa (2018), um aspecto geral da biologia, a partir de uma perspectiva semiótica, é a grande sobreposição de significados atribuídos a um mesmo signo. Isso é o que ocorre quando consideramos espécies criptobióticas de formigas como sendo hipogeicas.

A confusão entre os termos usados para classificar as espécies na “categoria” subterrânea aumentou após o trabalho de Wilkie et al (2007). Isso se deu provavelmente devido à maior amostragem dessa assembleia, a partir do desenvolvimento de técnicas mais efetivas na coleta de espécies deste estrato (ver: SCHMIDT; SOLAR, 2010; ANDERSEN; BRAULT, 2010; PACHECO; VASCONCELOS; VASCONCELOS, 2012; MARTINS et al., 2020). Os trabalhos, até então, usavam predominantemente a palavra subterrânea para designar as assembleias que habitam o estrato hipógeo (ver: WHEELER, 1910; GOTWALD, 1978; DELABIE et al., 2000; SILVA; SILVESTRE, 2004) e crípticas para delimitar aquelas de cor pálida, tamanho pequeno, que vivem em interstícios de qualquer ambiente (ver: ANDERSEN, 1991; 1992; 1995; 1997). A exceção é Schneirla (1957) que passa a usar a “categoria” hipogeica como sinônimo de espécies que se deslocam subterraneamente e que possuem adaptações morfológicas e fisiológicas distintas das de superfície (ou epigeicas) e Silvestre et al. (2003) que usam o termo como “oposição” à epigeico.

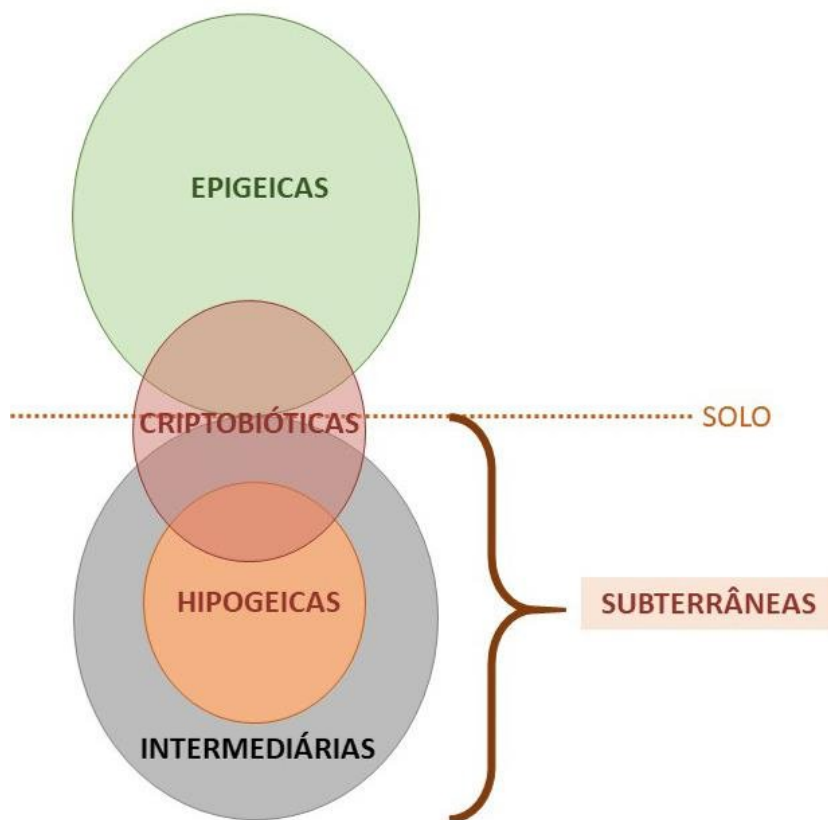
Tendo esse breve histórico em mente e adotando a definição de Trajano; Bichuette (2006) de que “meios subterrâneos e *hipógeos* são sinônimos que definem espaços interconectados de tamanhos variáveis, do subsolo”, sugerimos que a classificação das espécies em hipogeicas (aquelas restritas ao estrato subterrâneo) se dê de acordo com o sugerido por Martins et al., (2020) e Houadria e Menzel (2021): através do critério de exclusividade. Caso não seja possível a utilização de métodos de coleta epi e hipogeicos associados (recomendado por Delabie et al., 2000), sugerimos usar de forma abrangente o termo “subterrâneas”. Criptobióticas fica restrito às espécies que, segundo Trajano e Bichuette (2006), possuem uma morfologia propícia a viver abrigada em fendas (interstícios), “escondidas”.

Como já enunciou Emery (1875a, b), a ausência de uma adaptação morfológica extrema (como modificação acentuada de pernas em fossoriais) não significa que a espécie não ocorra, e seja restrita ao estrato subterrâneo. E, como bem elucidaram Silva e Feitosa (2018), a utilização de termos que possuem vários significados pode acarretar uma série de erros lógicos, como a atribuição errônea de informação de ocorrência, fato recorrente com espécies que possuem morfologia criptobiótica e não habitam o subsolo (*Heteroponera* Mayr 1887, por exemplo é indicada como hipogeica de acordo com o Box 1 de Wong e Guenárd, 2017).

Para ilustrar a interação entre os estratos, a morfologia e os hábitos, produzimos um esquema na tentativa de deixar mais clara a utilização dos termos atribuídos a cada categoria (Fig.8). No esquema apresentado, tentamos elucidar como se relacionam os termos a partir dos

nossos resultados e com base na avaliação dos trabalhos que estabelecem alguma relação entre eles (como EMERY, 1875; SCHNEIRLA, 1957; GOTWALD, 1978; TRAJANO; BICHUETTE, 2006; WONG; GUÉNARD, 2017). Ilustramos da seguinte forma: epigeica e subterrânea são categorias usadas para delimitar assembleias distinguíveis morfológicamente. A categoria hipogeica é delimitada apenas mediante comparação de assembleias, sendo a existência da categoria intermediária condicionada a esta comparação também. Ambas, hipogeicas e intermediárias, se referem a capacidade de utilização do solo de modo geral (restrição de atividades a estes locais). E criptobiótica é uma categoria correspondente à morfologia e hábito de viver de forma oculta, independente do estrato/local.

FIGURA 8 – Esquema para delimitação dos hábitos de forrageio em função do estrato de ocorrência e morfologias e/ou síndromes morfológicas associadas à ocupação do solo.



Fonte: A autora, 2021.

6 CONCLUSÃO

Este é o primeiro trabalho a comparar morfologicamente as espécies de solo. Nossos dados sugerem que não há um conjunto de caracteres conspícuos que descrevam formigas hipogeicas das regiões amostradas. Porém, constatamos a existência de caracteres que podem ser utilizados na distinção de formigas subterrâneas (hipogeicas e intersticiais) e epigeicas. Dos 54 caracteres avaliados, sugerimos a utilização dos 19 seguintes, para a delimitação das espécies subterrâneas e epigeicas: largura máxima da cabeça, comprimento e área do escapo, largura e comprimento do pronoto, altura do mesonoto + mesepisterno, comprimento de Weber, comprimentos e áreas dos fêmures (anterior, médio e posterior), áreas das coxas e trocanteres (anteriores, médias e posteriores).

A partir de nossos resultados e avaliando as aplicações de termos utilizados para formigas de solo, sugerimos a utilização de epigeica e subterrânea como categorias usadas para delimitar assembleias distinguíveis morfologicamente. Hipogeica é delimitada apenas mediante comparação de assembleias, sendo a existência da categoria intermediárias condicionada a esta comparação também. Criptobióticas é uma categoria correspondente à morfologia e hábito de vida oculto/escondido, independente do estrato/local.

A utilização de critérios como coloração clara (ou pálida) e ausência de esculturação não podem ser utilizados como critérios na delimitação das assembleias de solo. Tampouco os gêneros devem ser balizados a partir de um único comportamento (vide *Acropyga* que é um gênero subterrâneo, mas as espécies *A. goeldii* e *A. decedens* são intermediárias e hipogeica, respectivamente). A utilização de caracteres associados à locomoção, para formigas de solo, pode ser a saída para a delimitação precisa das assembleias subterrâneas. Como as coleções mirmecológicas têm recebido bastante material dessa natureza recentemente, confirmações sobre a aplicabilidade dessas características em espécies de outras localidades são promissores.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R. M. Locomotion of animals. **Blackie; Son Limited**. Londres, 170p, 1982.
- ALEXANDER, R. M. Walking and Running. **American Scientist**, v.72, p.348-354. 1984.
- ANDERSEN, A. N. Responses of Ground-Foraging Ant Communities to Three Experimental Fire Regimes in a Savanna Forest of Tropical Australia Author (s): Alan N . Andersen Reviewed work (s): Responses of Ground-Foraging Ant Communities to Three Experimental Fire Regimes. **Biotropica**, v. 23, n. 4, p. 575–585, 1991.
- ANDERSEN, A. N. Regulation of “momentary” diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics”. **American Naturalist**, v. 140, n. 3, p. 401–420, 1992.
- ANDERSEN, A. N. A Classification of Australian Ant Communities, Based on Functional Groups Which Parallel Plant Life-Forms in Relation to Stress and Disturbance. **Journal of Biogeography**, v. 22, n. 1, p. 15, 1995.
- ANDERSEN, A. N. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: A comparison with Australia. **Journal of Biogeography**, v. 24, n. 4, p. 433–460, 1997.
- ANDERSEN, A. N.; BRAULT, A. Exploring a new biodiversity frontier: subterranean ants in northern Australia. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 9, p.2741-2750, 2010. Disponível em: <Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-010-9874-1>>. Acesso em: 22 fev. 2015.
- ANDERSON, J. M.; INGRAM, J. S. I. In: Tropical soil biology and fertility: A handbook of methods. 2. ed. Wallingford, C.A.B. International, 1993. 240p
- ANDREWS, R. M.; POUGH, F. H.; COLLAZO, A.; QUEIROZ, A. The ecological cost of morphological specialization: feeding by fossorial lizard. **Oecologia**, v.73, p.139-145, 1987.
- ANDERSON, J. M.; INGRAM, J. S. I. In: Tropical soil biology and fertility: A handbook of methods. 2. ed. Wallingford, C.A.B. International, 240p, 1993.
- ANTWEB. Version 8.55.2. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 22 April 2021.
- AMENU, G. G.; KUMAR, P.; LIANG, X. Z. Interannual variability of deep-layer hydrologic memory and mechanisms of its influence on surface energy fluxes. **Journal of Climate**, v. 18, n. 23, p. 5024–5045, 2005.
- BACCARO, F. B.; FEITOSA, R. M.; FERNANDEZ, F.; et al., **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. 2015.

- BARROS, F. C., HERREL, A. AND KOHLSDORF, T. Head shape evolution in Gymnophthalmidae: does habitat use constrain the evolution of cranial design in fossorial lizards? *Journal of Evolutionary Biology*. 24, 2423-2433, 2011.
- BERGHOFF, S. M. Sociobiology of the hypogaecic army ant *Dorylus (Dichthadia) laevigatus* Fr. Smith., Dissertation, Universität Würzburg, Germany, 2002.
- BERGHOFF, S. M.; MASCHWITZ, U.; LIENHART, K. E. Hypogaecic and epigaecic ant diversity on Borneo: evaluation of baited sieve buckets as a study method. **Tropical Zoology**. v. 16, n. 2, p. 153-163, 2003. doi: 10.1080/03946975.2003.10531192
- BERMAN, M., ANDERSEN, A.N. New Caledonia has a depauperate subterranean ant fauna, despite spectacular radiations above ground. **Biodiversity Conservation**, v.21, p.2489-2497 2012. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0309-z>
- BIHN, J. H.; VERHAAGH, M.; BRÄNDLE, M.; BRANDL, R. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**. v. 141, n., p. 733-743, 2008. doi: 10.1016/j.biocon.2007.12.028
- BIHN, J. H.; GEBAUER, G.; BRANDL, R. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. **Ecology**, v. 91, n. 3, p. 782-792, 2010.
- BICHUETTE, M. E.; RANTIN, B.; HINGST-ZAHER, E.; TRAJANO, E. Geometric morphometrics throws light on evolution of the subterranean catfish *Rhamdiopsis krugi* (Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) in eastern Brazil. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 114, n. 1, p. 136-151, 2015.
- BOLTON, B. The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, v. 15, n. 3, p. 267-282, 1990.
- BOLTON, B. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 222p, 1994.
- BOLTON, B. The ant tribe Dacetini. **Memoirs of the American Entomological Institute**, 65: 1-1028, 2000.
- BOLTON, B. An online catalog of the ants of the world. 2021. Available from <https://antcat.org>. Acessado em: 23 jan. 2021.
- BOROWIEC, M. L. Generic revision of the ant subfamily dorylinae (hymenoptera, formicidae). **ZooKeys**, v. 2016, n. 608, p. 1-280, 2016.
- BOTTINELLI, N.; JOUQUET, P.; CAPOWIEZ, Y.; et al., Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists? **Soil and Tillage Research**, v. 146, p. 118-124, 2015. Elsevier BV.

BOUDINOT, B. E. The male genitalia of ants: Musculature, homology, and functional morphology (Hymenoptera, Aculeata, Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 30, p. 29–49, 2012.

BRIAN, A.; VENABLES, B.; BATES, D. M.; FIRTH, D.; RIPLEY, M. B. Package ‘ MASS ’. , 2021.

CHAPIN F.S., MATSON P.A., VITOUSEK P.M. Geology, Soils, and Sediments. In: **Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology**. Springer, New York, NY. 2011. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9_3

DELABIE, J. H.; FOWLER, H. G. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoan plantations. **Pedobiologia**, v. 5, n. 39, p.423-433, 1995.

DELABIE, J.H.C.; AGOSTI, D.; NASCIMENTO, I.C. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: Agosti, D.; Majer, J.D.; Alonso, L.; Schultz, T. (Eds.), **Sampling ground-dwelling ants: case studies from de world’s rain forests**. Bulletin 18. Curtin University School of Environmental Biology, Perth, Australia, p.1-17, 2000.

DIVIESO, R.; SILVA, T. S. R.; PIE, M. R. Morphological evolution in the ant reproductive caste. **bioRxiv**, , n. 2013, p. 1–11, 2020.

EISENBEIS, G.; HEIDELBERG, S. B. 2 Systematic Chapters. In: EISENBEIS, G. ; WICHARD. **Atlas on the Biology of Soil Arthropoda**. Springer-Verlag, Berlin. p. 411, 1987. DOI: 10.1007/978-3-642-72634-7

EMBRAPA SOLOS. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2018.

EMERY, C. Ueber hypogäische Ameisen. Auszug del Museo Civico di Genova. Stettiner Entomologische Zeitung, 37: 71-76. 1875a

EMERY, C. Le formiche ipogee, con descrizione di specie nuove o poco note. Annali del Museo Civico di Storia Naturale, 7: 465-474. 1875b

EVANS, T. A.; DAWES, T. Z.; WARD, P. R.; LO, N. Ants and termites increase crop yield in a dry climate. **Nature Communications**, v. 2, p. 262, 2011. Springer Nature.

FARJI-BRENER, A. G.; BARRANTES, G.; RUGGIERO, A. Environmental rugosity, body size and access to food: A test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. **Oikos**, v. 104, n. 1, p. 165–171, 2004.

FEENER, D. H.; LIGHTON, T. J. R.; BARTHOLOMEW, G. A. Curvilinear allometry, energetics and foraging ecology: A comparison of Leaf-cut ants and Army ants. **Functional ecology**, v.2, n.4. p.509-520, 1988. <https://www.jstor.org/stable/2389394> Acesso em: 28 May 2019.

FERNÁNDEZ, F.; PALÁCIOS, E. E. Capítulo 49 – Família Formicidae. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. 2006.

FOWLER, H. G.; DELABIE, J. H. C. Resource partitioning among epigaeic and hypogaeic ants (Hymenoptera: Formicidae) of a Brazilian cocoa plantation. **Ecología Austral**. v. 5, n., p. 117-124, 1995. Disponível em: <<http://www.ecologiaaustral.com.ar/files/5-2-3.pdf>>. Acesso em: 24 set 2014.

FOWLER, H. G.; DELABIE, J. H. C.; MOUTINHO, P. R. S. Hypogaeic anti epigaeic ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages of atlantic costal rainforest and dry mature and secondary amazon forest in Brazil: Continuums or communities. **Tropical Ecology**, v. 41, n. 1, p. 73–80, 2000.

FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; BRANDÃO, C. R. F.; DELABIE, J. H. C.; VASCONCELOS, H. L. DE. Ecologia nutricional de formigas. **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**, , n. January, p. 131–233, 1991.

GIBB, H.; PARR, C. L. How does habitat complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. **Oecologia**, v.164, p.1061-1073, 2010. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-010-1703-4>

GIBB, H.; PARR, C. L. Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents. **PLoS ONE**, v.8, n.5. e64005, 2013. doi:10.1371/journal.pone.0064005

GIBB, H.; STOKLOSA, J.; WARTON, D. I.; et al., Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? **Oecologia**, v. 177, n. 2, p. 519–531, 2015.

GOTWALD, W. H. Trophic ecology and adaptation in tropical Old World ants of the Subfamily Dorylinae. **Biotropica**, v.10, n.3,161-169, 1978.

GREENSLADE, P. J. M. The meat ant *Iridomyrmex purpureous* (Hymenoptera: Formicidae) as a dominant member of ant communities. **Journal of Australian Entomological Society**, v.15, p.237-240. 1976

GREENSLADE, P. J. M.; GREENSLADE, P. Ground layer invertebrates fauna. **Mediterranean Landscapes in Australia: Mallee Ecosystems and their Management**, , n. January 1989, p. 266–284, 1989.

GUÉNARD, B.; PERRICHOT, V.; ECONOMO, E. P. Integration of global fossil and modern biodiversity data reveals dynamism and stasis in ant macroecological patterns. **Journal of Biogeography**. v.42, p.2302-2312, 2015. doi:10.1111/jbi.12614

HARRIS, R. A. A glossary of surface sculpture. **Occasional Papers of the Bureau of Entomology of the California Department of Agriculture**, 28: 1-32, 1979.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1990. 732p.

HOLLEY, J. A. C.; MOREAU, C. S.; LAIRD, J. G.; SUAREZ, A. V. Subcaste-specific evolution of head size in the ant genus *Pheidole*. **Biological Journal of Linnean Society**, v.118, n.3, p.472–485, 2016.

HOPKINS, S. S. B.; DAVIS, E. B. Quantitative morphological proxies for fossoriality in small mammals. **Journal of Mammalogy**, v. 90, n. 6, p. 1449–1460, 2009

HOUADRIA, M.; MENZEL, F. Digging deeper into the ecology of subterranean ants: Diversity and niche partitioning across two continents. **Diversity**, v. 13, n. 2, p. 1–15, 2021.

HUSSON, A. F.; JOSSE, J.; LE, S.; MAZET, J.; HUSSON, M. F. Package ‘ FactoMineR ’. , 2020.

JACQUEMIN, J.; DROUET, T.; DELSINNE, T.; ROISIN, Y.; LEPONCE, M. Soil properties only weakly affect subterranean ant distribution at small spatial scales. **Applied Soil Ecology**. v. 62, n., p. 163-169, 2012. doi: 10.1016/j.apsoil.2012.08.008.

JACQUEMIN, J.; ROISIN, Y.; LEPONCE, M. Spatio-temporal variation in ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in leaf-litter and soil layers in a premontane tropical forest. **Myrmecological News**, n. 22, p.129-139, 2016.

JACKSON, M. K.; RENO, H. W. Comparative skin structure of some fossorial and subfossorial leptotyphlopoid and colubrid snakes. **Herpetologica** 31, 350-359. 1975

JJOHANSSON, L. **Philosophy of Science for Scientists**. 2016.

KASPARI, M. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. **Oecologia**, v.96, p. 500-507, 1993.

KASPARI, M. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. **Oecologia**, v. 105, n. 3, p. 397–404, 1996.

KASPARI, M.; WEISER, M. D. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, v. 13, n. 4, p. 530–538, 1999.

KASSAMBARA, A.; MUNDT, F. Package ‘ factoextra ’. **CRAN- R Package**, p. 84, 2020. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=factoextra>>. .

KELLER, R.A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 355: 1-90, 2011.

KELLER, R. A.; PEETERS, C.; BELDADE, P. Evolution of thorax architecture in ant castes highlights trade-offs between flight and ground behaviors. **eLIFE**, 3:e01539, 2014. DOI: **10.7554/eLife.01539**

KHALIFE, A.; KELLER, R. A.; BILLEN, J.; HITA-GARCIA, F.; ECONOMO, E. P.; PEETERS, C. Skeletomuscular adaptations of head and legs of *Melissotarsus* ants for tunnelling through living wood. **Frontiers in Zoology**, v.15, n.30, 11p, 2018.
<https://doi.org/10.1186/s12983-018-0277-6>

LATKE, J. E. Chapter 11: Specimen processing: Building and curating an ant collection. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. 2000.

LEE, M. S. Y. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. **Biological Journal of Linnean Society**. 65, 369-453. 1998

LOBRY DE BRUYN, L. A. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 74, n. 1-3, p. 425–441, 1999. Elsevier BV.

LUCKY, A.; TRAUTWEIN, M. D.; GUÉNARD, B. S.; WEISER, M. D.; DUNN, R. R. Tracing the Rise of Ants - Out of the Ground. **Plos One**, v. 8, n. 12, p.1-8, 2013. Disponível em: <Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0084012>>. Acesso em: 03 dez. 2016

MARCY, A. E.; HADLY, E. A.; SHERRATT, E.; GARLAND, K.; WEISBECKER, V. Getting a head in hard soils: Convergent skull evolution and divergent allometric patterns explain shape variation in a highly diverse genus of pocket gophers (*Thomomys*). **BMC Evolutionary Biology**, v. 16, n. 1, p. 1–16, 2016. BMC Evolutionary Biology. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1186/s12862-016-0782-1>>.

MARTINS, M. F. O. **Assembleias de formigas subterrâneas (Hymenoptera: Formicidae) de três regiões do Sul do Brasil**: diferentes sistemas de uso do solo e avaliação da técnica TSBF para amostragem. 84p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 2017.

MARTINS, M. F. O.; THOMAZINI, M. J.; BARETTA, D.; et al., Accessing the subterranean ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) in native and modified subtropical landscapes in the neotropics. **Biota Neotropica**, v. 20, n. 1, p. 1–16, 2020.

MENTA, C. Soil fauna diversity – Function, Soil degradation, Biological indices, Soil restoration. In: LAMEED, G. A. **Biodiversity Conservation and Utilization in a Diverse World**. IntechOpen. 2012. ISBN: 978-953-51-0719-4. DOI: 10.5772/3330

MIYAZAKI, S.; MURAKAMI, T.; AZUMA, N.; HIGASHI, S.; MIURA, T. Morphological differences among three female castes: worker, queen and intermorphic queen in the ant *Myrmecina nipponica* (Formicidae: Myrmicinae). **Sociobiology**. v.46, n.4, 2005.

MUNYAI, T. C.; KHOZA, L. R.; FOORD, S. H. Hidden just beneath our feet: Subterranean ants of the KwaZulu-Natal midlands. **African Journal of Ecology**, , n. January, 2021

NAVAS, C. A., ANTONIAZZI, M. M., CARVALHO, J. E., CHAUI-BERLINK, J. G., JAMES, R. S., JARED, C., KOHLSDORF, T., DAL PAI-SILVA, M.; WILSON, R. S. Morphological and physiological specialization for digging in amphisbaenians, an ancient lineage of fossorial vertebrates. **Journal of Experimental Biology**. 207, 2433-2441, 2004.

NEVO, E. Adaptive Convergence and Divergence of Subterranean Mammals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Califórnia, v. 10, n., p.269-308,1979.

JOHANSSON, L. **Philosophy of Science for Scientists**. 2016.

PACHECO, R.; VASCONCELOS, H. L. Subterranean pitfall traps: Is it worth including them in your ant sampling protocol?. **Psyche**. 9 p. 2012. doi: 10.1155/2012/870794

PARR, Z. J. E.; PARR, C. L.; CHOWN, S. L. The size-grain hypothesis: A phylogenetic and field test. **Ecological Entomology**, v. 28, n. 4, p. 475–481, 2003.

PARR, C. L.; DUNN, R. R.; SANDERS, N. J.; et al., GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). **Insect Conservation and Diversity**, v. 10, n. 1, p. 5–20, 2017.

PLANQUÉ, R.; POWELL, S.; FRANKS, N. R.; BERG, J. B. Disruptive selection as a driver of evolutionary branching and caste evolution in social insects. **Journal of Evolutive Biology**, v.29, n.11, p.2111–2128, 2016.

PEETERS, C.; MOLET, M.; LIN, C. C.; BILLEN, J. Evolution of cheaper workers in ants: A comparative study of exoskeleton thickness. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 121, n. 3, p. 556–563, 2017.

PFEFFER, S. E.; WAHL, V. L.; WITTLINGER, M.; WOLF, H. High-speed locomotion in the Saharan silver ant, *Cataglyphis bombycina*. **Journal of Experimental Biology**, v. 222, n. 20, 2019.

POWELL, S. Ecological specialization and the evolution of a specialized caste in *Cephalotes* ants. **Functional Ecology**, 22: 902–911. 2008.

PRICE, S. A.; HOLZMAN, R.; NEAR, T. J.; WAINWRIGHT, P. C. Coral reefs promote the evolution of morphological diversity and ecological novelty in labrid fishes. **Ecology Letters**, v. 14, n. 5, p.462-469, 2011. Wiley-Blackwell. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01607.x>.

SARTY, M.; ABBOTT, K. L.; LESTER, P. J. Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. **Oecologia**, v. 149, n. 3, p. 465–473, 2006.

SCHMIDT, F. A.; DIEHL, E. What is the effect of soil use on ant communities? **Neotropical Entomology**, v. 37, n. 4, p. 381–388, 2008. Springer Nature.

SCHMIDT, F. A.; SOLAR, R. R. C. Hypogaeic pitfall traps: methodological advances and remarks to improve the sampling of a hidden ant fauna. **Insectes Sociaux**, v. 57, n. 3, p.261-266, 2010. Disponível em: <Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s00040-010-0078-1>>. Acesso em: 01 jan. 2015.

SCHMIDT, F. A.; RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H. How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications for their use as bioindicators. **Ecological Indicators**, v. 24, p. 158–166, 2013. Elsevier Ltd. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.05.031>>. .

SCHNEIRLA, T. C. A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinae with respect to functional pattern. **Insectes Sociaux**, v. 4, n. 3, p. 259–298, 1957.

SCHOFIELD, S. F.; BISHOP, T. R.; PARR, C. L. Morphological characteristics of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) differ among contrasting biomes. **Myrmecological News**, v. 23, n. July, p. 129–137, 2016.

SEIDL, T.; WEHNER, R. Walking on inclines: How do desert ants monitor slope and step length. **Frontiers in Zoology**, v. 5, p. 1–15, 2008.

SHINE, R.; WALL, M. Interactions between locomotion, feeding, and bodily elongation during the evolution of snakes, *Biological Journal of the Linnean Society*, Volume 95, Issue 2, Pages 293–304, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01046.x>

SILVA, R. R.; BRANDÃO, C. R. F. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 1, p.107-124, 2010. Disponível em: <Wiley-Blackwell. <http://dx.doi.org/10.1890/08-1298.1>>. Acesso em: 03 maio 2016

SILVA, R. R.; SILVESTRE, R. Riqueza da fauna de formigas (Hymenoptera: Formicidae) que habita as camadas superficiais do solo em Seara, Santa Catarina. **Papéis Avulsos de Zoologia**. São Paulo. v. 44, n. 1, p.1-11, 2004. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext;pid=S0031-10492004000100001> Acesso em: 25 set 2014.

SILVA, T. S. R.; FEITOSA, R. M. On titles and royalty: a terminological discussion over castes in myrmecology. **Insects Sociaux**. 2018. <https://doi.org/10.1007/s00040-018-0672-1>

SILVESTRE, R.; BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R. Grupos funcionais de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado, Brasil. In: FERNÁNDEZ, F. (ed). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. p.113–143, 2003

SINGER, M. J. **Basic Principles of Pedology**. Elsevier Inc., 2015.

SKET, B. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? **Journal of Natural History**, v.42, n. 21-22, p. 1547-1563, 2008.

SMITH, F. A.; LYONS, S. K. (Ed.). **Animal body size**: Linking pattern and process across space, time and taxonomic group. Chicago: University of Chicago Press. 267 p. 2013.

JOHANSSON, L. **Philosophy of Science for Scientists**. 2016.

SOSIAK, C. E.; BARDEN, P. Multidimensional trait morphology predicts ecology across ant lineages. **Functional Ecology**, v. 35, n. 1, p. 139–152, 2021.

TOLEDO, Marcelo Arruda de et al., Two castes sizes of leafcutter ants in task partitioning in foraging activity. **Cienc. Rural**, Santa Maria , v. 46, n. 11, p. 1902-1908, Nov. 2016. Available from <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S010384782016001101902&lng=en&nrm=iso>. access on 04 May 2021. <http://dx.doi.org/10.1590/0103-8478cr20151491>.

TORRES, M. T.; SOUZA, J. L. P.; BACCARO, F. B. Distribution of epigeic and hypogeic ants (Hymenoptera: Formicidae) in ombrophilous forests in the Brazilian Amazon. **Sociobiology**, v. 67, n. 2, p. 186–200, 2020.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W.; CULVER, D. Academic Press. 966p. 2012. ISBN: 9780123838339

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Biologia Subterrânea – Introdução. Redespeleo Brasil. 92p. 2006. ISBN: 85-99244-03-5

TRAJANO, E.; CARVALHO M. R. Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: A critical analysis of the schiner-racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. **Subterranean Biology**, v. 22, n. 1, p. 1–26, 2017.

VERRUIJT, A. [Theory and Applications of Transport in Porous Media] An Introduction to Soil Mechanics Volume 30, 2018.

VILLANI, M. G.; ALLEE, L. L.; DÍAZ, A.; ROBBINS, P. S. Adaptive strategies of edaphic arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 44, n. 32, p. 233–256, 1999.

WEISER, M. D.; KASPARI, M. Ecological morphospace of New World ants. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 2, p.131-142. 2006. Wiley-Blackwell. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0307-6946.2006.00759.x>.

WEISSFLOG, A.; STERNHEIM, E.; DOROW, W. H. O.; BERGHOFF, S.; MASCHWITZ, U.

How to study subterranean army ants: A novel method for locating and monitoring field populations of the South East Asian army ant *Dorylus (Dichthadia) laevigatus* Smith, 1857 (Formicidae, Dorylinae) with observations on their ecology. **Insectes Sociaux**, v. 47, n. 4, p. 317–324, 2000.

WHEELER, W. M. *Ants, their structure, development, and behavior*. Columbia University Press. 1910.

WICKHAM H.; CHANG, W.; HENRY, T.; PEDERSEN, T. L. et al., *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, 2021. <https://ggplot2.tidyverse.org>.

WHITTAKER, R. H. ; LEVIN, S. A. ; ROOT, R. B. *Niche , Habitat , and Ecotope*. Root Published by : The University of Chicago Press for The American Society of Naturalists Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2459534> Accessed : 03-06-2016 21. , v. 107, n. 955, p. 321–338, 1973.

WIENS, J.J.; SLINGLUFF, J.L. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in Anguid lizards. **Evolution**, 55: 2303-2318, 2001 <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00744.x>

WILKIE, K. T. R.; MERTL, A. L.; TRANIELLO, J. F. A. Biodiversity below ground: probing the subterranean ant fauna of Amazonia. **Naturwissenschaften**, v. 94, n. 9, p.725-731, 2007. 25 abr. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-007-0250-2>.

WILSON, J. B. Guilds, Functional Types and Ecological Groups. **Oikos**, v. 86, n. 3, p. 507, 1999.

WINK, C.; GUEDES, J. V. C.; FAGUNDES, C. K.; ROVEDDER, A. P. Insetos edáficos como indicadores da qualidade ambiental. **Revista de Ciências Agroveterinárias**. 2005, v. 4, n. 1, p. 60-71. Disponível em: <http://rca.cav.udesc.br/rca_2005_1/wink.pdf>. Acesso em: 12 set. 2013.

WONG, M. K. L.; GUÉNARD, B. Subterranean ants: Summary and perspectives on field sampling methods, with notes on diversity and ecology (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 25, p. 1–16, 2017.

WU, N. C.; ALTON, L. A.; CLEMENTE, C.J.; KEARNEY, M. R.; WHITE, C. R. Morphology and burrowing energetics of semi-fossorial skinks (*Liopholis* spp.). **The Journal of Experimental Biology**, n.218, p. 2416-2426. 2015. <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.113803>

YACK, J. E. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. **Microscopy Research and Technique**. v.63, p.315-337. 2004. DOI 10.1002/jemt.20051

YANOVIK, S. P.; KASPARI, M. Community structure and habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. **Oikos**, v.89, p. 259-266. 2000

YATES, M.L.; ANDREW, N.R.; BINNS, M.; GIBB, H. Morphological traits: predictable

responses to macrohabitats across a 300 km scale. **PeerJ**, v.2, n.e271. 2014.
<https://doi.org/10.7717/peerj.271>

YEO, K.; DELSINNE, T.; KONATE, S.; et al., Diversity and distribution of ant assemblages above and below ground in a West African forest–savannah mosaic (Lamto, Côte d’Ivoire). **Insectes Sociaux**, v. 64, n. 1, p. 155–168, 2017

ZHAO, C.; CHEN, H.; SUN, S. Evaluating the Capabilities of Soil Enthalpy, Soil Moisture and Soil Temperature in Predicting Seasonal Precipitation. **Advances in Atmospheric Sciences**, v. 35, n. 4, p. 445–456, 2018.

ZOLLIKOFER, C. P. E. Stepping patterns in ants. I – Influence of speed and curvature. **Journal of Experimental Biology**, v.192, p.95-106. 1994a.

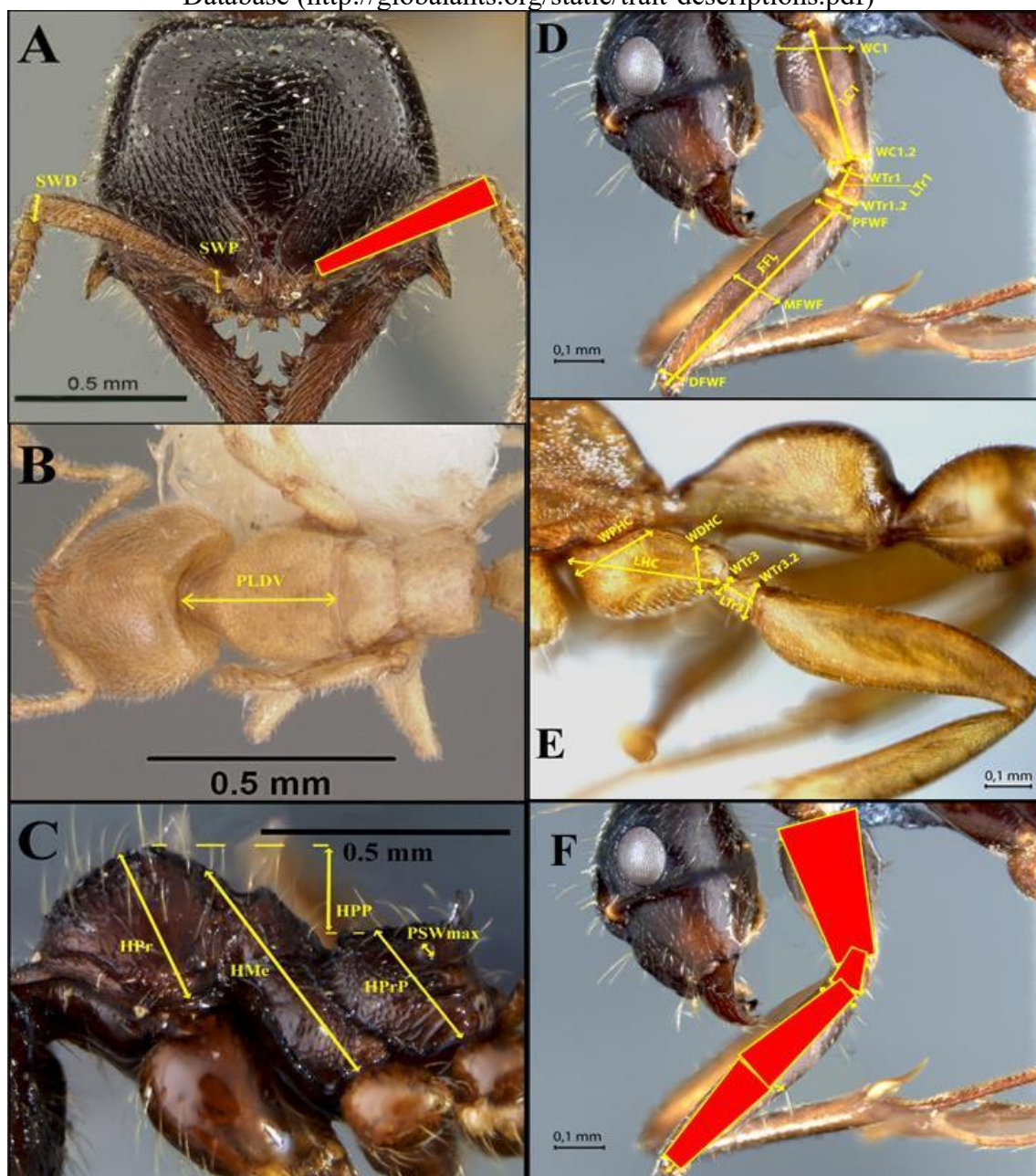
ZOLLIKOFER, C. P. E. Stepping patterns in ants. II- Influence of body morphology. **Journal of Experimental Biology**, v.192, p.107-118. 1994b.

ZOLLIKOFER, C. P. E. Stepping patterns in ants. III- Influence of load. **Journal of Experimental Biology**, v.192, p.119-127. 1994c.

APÊNDICE A

Esquemas das medidas tomadas.

Fonte: Imagens A (*Fulakora armígera* - CASENT0915647) e B (*Prionopelta punctulata* CASENT0102586) fotos por Michele Esposito, retiradas do AntWeb; Imagens C (*Pheidole* spp.), D e F (*Camponotus novogranadensis*) e E (*Pseudomyrmex flavidulus*) feitas pela autora com base em espécimes depositados na DZUP. Demais medidas podem ser encontradas no Global Ants Database (<http://globalants.org/static/trait-descriptions.pdf>)



Esquemas:

A – Indicação das medidas de largura proximal (SWP) e distal (SWD) do escapo. Escapos devem ser mensurados com a cabeça em vista frontal.

B – Comprimento do pronoto em vista dorsal (PLDV). Os limites foram: (1) anterior – margem frontal do pronoto em vista dorsal; (2) posterior – sutura promesonotal, nas condições impressas (com ou sem mobilidade) e de acordo com o limite do mesepisterno (observado em posição dorso-oblíqua, porém mensurada dorsalmente) nas espécies em que a sutura é ausente, como indicadas por Keller (2011, fig.21).

C – Altura do pronoto (HPr), altura do mesonoto + mesepisterno (HMe), altura do propódeo + metapleura (HPrP), diferença de altura entre “promesonoto” e propódeo (HPP). Promesonoto entre aspas, pois é uma relativização do termo, já que indica o ponto mais alto do perfil do mesossoma, antecedendo o propódeo. A mensuração das alturas se deu em vista lateral, da seguinte forma: HPr - ponto distal da curva ascendente do pronoto até a margem inferior, acima da articulação pleuro-procoxal; HMe –margem superior do mesonoto, se estendendo pelo mesepisterno até a altura da articulação pleuro-mesocoxal, paralelamente à junção pronotomesepisternal (*sensu* Keller, 2011); HPrP – mensurada a partir da margem dorsal do propódeo, próximo à sutura metanotal, até a articulação pleuro-metacoxal; HPP- diferença do ponto mais alto do “promesonoto” e o propódeo, sem considerar espinhos ou projeções propodeais (caso presentes, a altura equivale à base dessas estruturas).

D – Medidas tomadas na perna anterior: largura proximal da procoxa (WC1), largura distal da procoxa (WC1.2), comprimento da procoxa (LC1), largura proximal do trocanter anterior (WTr1), largura distal do trocanter anterior (WTr1.2), comprimento do trocanter anterior (LTr1), largura proximal do fêmur anterior (PFWF), largura média do fêmur anterior (MFWF), largura distal (DFWF), comprimento do fêmur anterior (FFL). Notas: Como a articulação pleuro-procoxal e procoxal-trocanteral anteriores diferem em relação às médias e posteriores, aqui ilustramos como as medidas foram tomadas na perna anterior e no esquema E, as métricas válidas para pernas médias e posteriores (que não diferem entre si). Todas as medidas são tomadas em vista lateral. A articulação pleuro-procoxal não permite a mobilidade dos apêndices. Assim, durante eventual manuseio, é necessário cautela para que não ocorra desarticulação dos membros e consequente perda de informações. A articulação procoxal-trocanteral possui movimento de 180°, no sentido anterior-posterior, não devendo haver manuseio no sentido de afastar a perna em direção oposta à

do corpo. Para os fêmures médio e posterior, as medidas foram tomadas da mesma forma.

E – Medidas tomadas nas coxas e trocanteres médio e posterior, ilustradas a partir da perna posterior. Largura proximal da coxa posterior (WPHC), largura distal da coxa posterior (WDHC), comprimento da coxa posterior (LHC), largura proximal do trocanter posterior (WTr3), largura distal do trocanter posterior (WTr3.2), comprimento do trocanter posterior (LTr3). Notas: As articulações pleuro-coxais das pernas média e posterior possuem movimento no sentido anterior-posterior. As medidas devem ser tomadas em vista lateral, na face anterior das coxas e trocanteres, uma vez que a face dorsal destes segmentos é bem mais estreita. A articulação coxal-trocanteral, nestas pernas, permite apenas movimento vertical. Dessa forma, não há necessidade de manuseio nesta articulação e arranjos do espécime para medição devem focar na articulação pleuro-coxal, o que envolve a necessidade de espécimes montados com apêndices livres.

F – Esquema da geometrização em trapézios para o cálculo da área dos segmentos das pernas. Cálculo das áreas de acordo com as fórmulas 1 e 2 sugeridas no presente trabalho.

APÊNDICE B

Lista de espécies mensuradas

APÊNDICE B – Lista de espécies mensuradas, código da espécie nas análises, número de espécimes mensurados e hábito segundo o critério de exclusividade (MARTINS et al.,2020; HOUADRIA; MENZEL,2021)				
Espécies	Cód.	Nº de espécimes	Hábito	
Amblyoponinae				
1 <i>Fulakora armigera</i> (Mayr, 1887)	SP163	5	Hipogeica	
2 <i>Fulakora elongata</i> (Santschi, 1912)	SP164	5	Hipogeica	
3 <i>Prionopelta punctulata</i> Mayr, 1866	SP207	5	Intersticial	
Dolichoderinae				
4 <i>Dorymyrmex brunneus</i> Forel, 1908	SP160	6	Intersticial	
5 <i>Dorymyrmex</i> sp1	SP161	3	Epigeica	
6 <i>Linepithema micans</i> (Forel, 1908)	SP174	9	Intersticial	
7 <i>Linepithema iniquum</i> (Mayr 1870)	SP175	3	Intersticial	
8 <i>Linepithema</i> pr. <i>pulex</i>	SP176	4	Epigeica	
9 <i>Linepithema gallardoi</i> (Brèthes, 1914)	SP177	7	Intersticial	
Dorylinae				
10 <i>Neivamyrmex</i> sp1	SP183	2	Hipogeica	
11 <i>Neocerapachys splendens</i> (Borgmeier, 1957)	SP184	5	Hipogeica	
12 <i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	SP199	6	Intersticial	
13 <i>Labidus praedator</i> (Smith, 1858)	SP200	5	Epigeica	
14 <i>Sphinctomyrmex stali</i> Mayr, 1866	SP214	5	Hipogeica	
Ectatomminae				
15 <i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	SP162	5	Epigeica	
16 <i>Gnamptogenys</i> pr. <i>striatula</i>	SP165	8	Intersticial	
17 <i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr, 1884	SP166	10	Intersticial	
18 <i>Gnamptogenys reichenspergeri</i> (Santschi, 1929)	SP167	1	Hipogeica	
19 <i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith, 1858)	SP168	1	Epigeica	
20 <i>Typhlomyrmex major</i> Santschi, 1923	SP220	10	Hipogeica	
21 <i>Typhlomyrmex pusillus</i> Emery, 1894	SP221	6	Hipogeica	
Formicinae				
22 <i>Acropyga goeldii</i> Forel, 1893	SP124	6	Intersticial	
23 <i>Acropyga decedens</i> (Mayr, 1887)	SP125	5	Hipogeica	
24 <i>Brachymyrmex pillipes</i> Mayr, 1887	SP130	3	Epigeica	
25 <i>Brachymyrmex</i> gr. <i>pillipes</i> sp1	SP131	2	Hipogeica	
26 <i>Brachymyrmex</i> sp1	SP132	6	Intersticial	
27 <i>Brachymyrmex</i> sp2	SP133	8	Intersticial	
28 <i>Brachymyrmex</i> sp3	SP134	5	Intersticial	
29 <i>Brachymyrmex</i> sp5	SP135	6	Intersticial	
30 <i>Brachymyrmex</i> sp6	SP136	6	Intersticial	
31 <i>Brachymyrmex</i> sp8	SP137	2	Epigeica	

32	<i>Brachymyrmex</i> sp9	SP138	6	Interstitial
33	<i>Brachymyrmex</i> sp14	SP139	5	Interstitial
34	<i>Camponotus balzani</i> Emery, 1894	SP140	4	Epigeica
35	<i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858)	SP141	4	Epigeica
36	<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	SP142	3	Interstitial
37	<i>Camponotus melanoticus</i> Emery, 1894	SP143	8	Epigeica
38	<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1870	SP144	3	Interstitial
39	<i>Camponotus punctulatus</i> Mayr, 1868	SP145	4	Interstitial
40	<i>Camponotus renggeri</i> Emery, 1894	SP146	4	Interstitial
41	<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius, 1775)	SP147	5	Epigeica
42	<i>Camponotus</i> pr. <i>cingulatus</i>	SP148	4	Epigeica
43	<i>Camponotus zenon</i> Forel, 1912	SP149	4	Epigeica
44	<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp1	SP150	4	Epigeica
45	<i>Myrmelachista catharinae</i> Mayr, 1887	SP182	1	Epigeica
46	<i>Myrmelachista nodigera</i> Mayr, 1887	SP181	1	Epigeica
47	<i>Nylanderia</i> pr. <i>docilis</i>	SP190	7	Interstitial
48	<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	SP186	7	Interstitial
49	<i>Nylanderia</i> sp1	SP187	5	Interstitial
50	<i>Nylanderia</i> sp2	SP188	5	Interstitial
51	<i>Nylanderia</i> sp3	SP189	4	Hipogeica
52	<i>Nylanderia</i> sp5	SP191	5	Epigeica
Heteroponerinae				
53	<i>Heteroponera dentinodis</i> (Mayr, 1887)	SP169	5	Interstitial
54	<i>Heteroponera mayri</i> Kempf, 1962	SP170	3	Epigeica
Myrmicinae				
55	<i>Acanthognathus ocellatus</i> Mayr, 1887	SP119	1	Hipogeica
56	<i>Acromyrmex crassispinus</i> (Forel, 1909)	SP120	5	Interstitial
57	<i>Acromyrmex disciger</i> (Mayr, 1887)	SP121	3	Epigeica
58	<i>Acromyrmex lundii</i> (Guérin-Méneville, 1838)	SP122	3	Epigeica
59	<i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893)	SP123	3	Epigeica
60	<i>Apterostigma</i> sp1	SP126	3	Interstitial
61	<i>Apterostigma</i> sp2	SP127	3	Epigeica
62	<i>Apterostigma</i> sp3	SP128	2	Epigeica
63	<i>Atta sexdens</i> (Linnaeus, 1758)	SP129	2	Interstitial
64	<i>Carebara</i> sp2	SP151	3	Epigeica
65	<i>Crematogaster ampla</i> Forel, 1912	SP153	4	Epigeica
66	<i>Crematogaster bruchi</i> Forel, 1912	SP154	5	Interstitial
67	<i>Crematogaster corticicola</i> Mayr, 1887	SP155	1	Hipogeica
68	<i>Crematogaster iheringi</i> Forel, 1908	SP152	6	Epigeica
69	<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	SP156	4	Interstitial
70	<i>Cyphomyrmex minutus</i> Mayr, 1862	SP159	8	Interstitial
71	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Spinola, 1851)	SP157	6	Epigeica

72	<i>Cyphomyrmex</i> sp. N. 1	SP158	3	Epigeica
73	<i>Hylomyrma balzani</i> (Emery, 1894)	SP171	6	Interstitial
74	<i>Hylomyrma reitteri</i> (Mayr, 1887)	SP172	4	Interstitial
75	<i>Lachnomyrmex plaumanni</i> Borgmeier, 1957	SP173	1	Hipogeica
76	<i>Megalomyrmex pusillus</i> Forel, 1912	SP178	5	Interstitial
77	<i>Mycetomoellerius holmgreni</i> (Wheeler, 1925)	SP218	4	Epigeica
78	<i>Mycetophylax asper</i> (Mayr, 1887)	SP179	3	Epigeica
79	<i>Mycetophylax olitor</i> (Forel, 1893)	SP198	4	Interstitial
80	<i>Mycetophylax plaumanni</i> (Kempf, 1962)	SP197	4	Interstitial
81	<i>Mycocepurus goeldii</i> (Forel, 1893)	SP180	5	Interstitial
82	<i>Ochetomyrmex semipolitus</i> Mayr, 1873	SP192	3	Epigeica
83	<i>Octostruma rugifera</i> (Mayr, 1887)	SP193	7	Interstitial
84	<i>Octostruma stenognatha</i> Brown; Kempf, 1960	SP194	3	Epigeica
85	<i>Oxyepoecus reticulatus</i> Kempf, 1974	SP195	4	Epigeica
86	<i>Oxyepoecus rosai</i> Albuquerque; Brandão, 2009	SP196	4	Epigeica
87	<i>Pheidole aberrans</i> Mayr, 1868	SP1	8	Interstitial
88	<i>Pheidole aper</i> Forel, 1912	SP20	3	Hipogeica
89	<i>Pheidole bergi</i> Mayr, 1887	SP15	6	Interstitial
90	<i>Pheidole breviseta</i> Santschi, 1919	SP2	6	Interstitial
91	<i>Pheidole cavifrons</i> Emery, 1906	SP3	6	Interstitial
92	<i>Pheidole</i> cf. <i>cingulata</i> (Smith, 1857)	SP10	6	Interstitial
93	<i>Pheidole gertrudae</i> Forel, 1886	SP8	4	Interstitial
94	<i>Pheidole guilelmimullerii</i> Forel, 1886	SP12	3	Epigeica
95	<i>Pheidole heyeri</i> Forel, 1899	SP4	6	Epigeica
96	<i>Pheidole humeridens</i> Wilson, 2003	SP16	5	Epigeica
97	<i>Pheidole lignicola</i> Mayr, 1887	SP19	6	Interstitial
98	<i>Pheidole lucretii</i> Santschi, 1923	SP13	1	Epigeica
99	<i>Pheidole mosenopsis</i> Wilson, 2003	SP9	4	Interstitial
100	<i>Pheidole risii</i> Forel, 1892	SP11	4	Epigeica
101	<i>Pheidole</i> aff. <i>rosae</i>	SP24	5	Epigeica
102	<i>Pheidole sarcina</i> Forel, 1912	SP17	6	Epigeica
103	<i>Pheidole</i> aff. <i>synarmata</i>	SP14	6	Interstitial
104	<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884	SP6	6	Interstitial
105	<i>Pheidole transversostriata</i> Mayr, 1887	SP5	2	Interstitial
106	<i>Pheidole triconstricta</i> Forel, 1886	SP7	6	Interstitial
107	<i>Pheidole</i> cf. <i>vafra</i>	SP18	9	Interstitial
108	<i>Pheidole</i> sp11	SP21	6	Interstitial
109	<i>Pheidole</i> sp12	SP22	3	Interstitial
110	<i>Pheidole</i> sp13	SP23	4	Interstitial
111	<i>Pheidole</i> sp14	SP25	4	Epigeica
112	<i>Pheidole</i> sp16	SP26	5	Interstitial
113	<i>Pheidole</i> sp17	SP27	4	Interstitial

114	<i>Pheidole</i> sp18	SP38	2	Hipogeica
115	<i>Pheidole</i> sp22	SP29	5	Epigeica
116	<i>Pheidole</i> sp24	SP30	4	Epigeica
117	<i>Pheidole</i> sp25	SP31	6	Epigeica
118	<i>Pheidole</i> sp26	SP32	6	Epigeica
119	<i>Pheidole</i> sp27	SP33	5	Epigeica
120	<i>Pheidole</i> sp29	SP39	4	Hipogeica
121	<i>Pheidole</i> sp30	SP34	1	Interstitial
122	<i>Pheidole</i> sp31	SP35	6	Epigeica
123	<i>Pheidole</i> sp32	SP36	5	Epigeica
124	<i>Pheidole</i> sp33	SP37	5	Epigeica
125	<i>Pheidole</i> sp34	SP40	3	Epigeica
126	<i>Pheidole</i> sp36	SP41	8	Epigeica
127	<i>Pheidole</i> sp37	SP43	6	Epigeica
128	<i>Pheidole</i> sp38	SP42	6	Epigeica
129	<i>Pheidole</i> sp39	SP44	6	Epigeica
130	<i>Pheidole</i> sp41	SP46	3	Epigeica
131	<i>Pheidole</i> sp43	SP45	6	Epigeica
132	<i>Pheidole</i> sp48	SP48	5	Hipogeica
133	<i>Pheidole</i> sp50	SP49	2	Epigeica
134	<i>Pheidole</i> sp52	SP47	5	Epigeica
135	<i>Pheidole</i> sp53	SP50	3	Epigeica
136	<i>Pheidole</i> sp54	SP51	3	Epigeica
137	<i>Pheidole</i> sp55	SP52	5	Epigeica
138	<i>Pheidole</i> sp56	SP53	5	Interstitial
139	<i>Pheidole</i> sp59	SP54	3	Epigeica
140	<i>Pheidole</i> sp62	SP55	5	Hipogeica
141	<i>Pheidole</i> sp63	SP56	3	Interstitial
142	<i>Pheidole</i> sp66	SP57	3	Epigeica
143	<i>Pheidole</i> sp68	SP58	5	Epigeica
144	<i>Pheidole</i> sp70	SP59	5	Epigeica
145	<i>Pheidole</i> sp71	SP60	4	Epigeica
146	<i>Pheidole</i> sp76	SP61	5	Epigeica
147	<i>Pheidole</i> sp79	SP62	6	Epigeica
148	<i>Pheidole</i> sp82	SP63	6	Hipogeica
149	<i>Pheidole</i> sp83	SP64	6	Hipogeica
150	<i>Pheidole</i> sp86	SP65	2	Interstitial
151	<i>Pheidole</i> sp89	SP66	8	Interstitial
152	<i>Pheidole</i> sp90	SP66	2	Hipogeica
153	<i>Pheidole</i> sp91	SP67	2	Hipogeica
154	<i>Pheidole</i> sp93	SP68	3	Interstitial
155	<i>Pheidole</i> sp101	SP69	5	Interstitial

156	<i>Pheidole</i> sp103	SP70	6	Epigeica
157	<i>Pheidole</i> sp110	SP71	3	Epigeica
158	<i>Pheidole</i> sp112	SP72	2	Epigeica
159	<i>Pogonomyrmex naegelli</i> Emery, 1878	SP206	4	Interstitial
160	<i>Rogeria bruchi</i> Santschi, 1922	SP211	2	Hipogeica
161	<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972	SP98	10	Interstitial
162	<i>Solenopsis</i> gr. <i>geminata</i> sp1	SP99	8	Epigeica
163	<i>Solenopsis</i> gr. <i>geminata</i> sp2	SP100	4	Epigeica
164	<i>Solenopsis</i> gr. <i>geminata</i> sp3	SP101	6	Interstitial
165	<i>Solenopsis</i> gr. <i>geminata</i> sp4	SP102	6	Interstitial
166	<i>Solenopsis</i> sp1	SP103	5	Epigeica
167	<i>Solenopsis</i> sp2	SP104	7	Interstitial
168	<i>Solenopsis</i> sp3	SP105	8	Interstitial
169	<i>Solenopsis</i> sp7	SP106	7	Interstitial
170	<i>Solenopsis</i> sp9	SP107	7	Interstitial
171	<i>Solenopsis</i> sp10	SP108	10	Interstitial
172	<i>Solenopsis</i> sp11	SP109	10	Interstitial
173	<i>Solenopsis</i> sp12	SP110	6	Interstitial
174	<i>Solenopsis</i> sp13	SP111	10	Interstitial
175	<i>Solenopsis</i> sp14	SP112	9	Epigeica
176	<i>Solenopsis</i> sp15	SP113	7	Interstitial
177	<i>Solenopsis</i> sp16	SP114	6	Interstitial
178	<i>Solenopsis</i> sp17	SP115	3	Interstitial
179	<i>Solenopsis</i> sp19	SP116	5	Epigeica
180	<i>Solenopsis</i> sp20	SP117	3	Epigeica
181	<i>Solenopsis</i> sp22	SP118	6	Interstitial
182	<i>Strumigenys appretiata</i> (Borgmeier, 1954)	SP216	3	Interstitial
183	<i>Strumigenys denticulata</i> Mayr, 1887	SP215	5	Interstitial
184	<i>Strumigenys eggersi</i> Emery, 1890	SP217	5	Epigeica
185	<i>Tranopelta gilva</i> Mayr, 1866	SP219	5	Interstitial
186	<i>Wasmannia affinis</i> Santschi, 1929	SP222	7	Interstitial
187	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	SP224	8	Interstitial
188	<i>Wasmannia sulcaticeps</i> Emery, 1894	SP223	7	Interstitial
Ponerinae				
189	<i>Hypoponera foreli</i> (Mayr, 1887)	SP74	6	Interstitial
190	<i>Hypoponera opaciceps</i> (Mayr, 1887)	SP73	6	Interstitial
191	<i>Hypoponera</i> sp1	SP75	9	Interstitial
192	<i>Hypoponera</i> sp2	SP76	6	Hipogeica
193	<i>Hypoponera</i> sp5	SP77	4	Hipogeica
194	<i>Hypoponera</i> sp6	SP78	6	Hipogeica
195	<i>Hypoponera</i> sp8	SP79	8	Interstitial
196	<i>Hypoponera</i> sp10	SP80	5	Hipogeica

197	<i>Hypoponera</i> sp11	SP81	7	Interstitial
198	<i>Hypoponera</i> sp13	SP82	6	Hipogeica
199	<i>Hypoponera</i> sp14	SP83	6	Hipogeica
200	<i>Hypoponera</i> sp15	SP84	5	Hipogeica
201	<i>Hypoponera</i> sp16	SP85	6	Hipogeica
202	<i>Hypoponera</i> sp17	SP86	5	Hipogeica
203	<i>Hypoponera</i> sp18	SP87	3	Hipogeica
204	<i>Hypoponera</i> sp19	SP88	4	Hipogeica
205	<i>Hypoponera</i> SP20	SP89	4	Hipogeica
206	<i>Hypoponera</i> sp23	SP90	4	Epigeica
207	<i>Hypoponera</i> sp24	SP91	6	Hipogeica
208	<i>Hypoponera</i> sp25	SP92	4	Interstitial
209	<i>Hypoponera</i> sp27	SP93	6	Interstitial
210	<i>Hypoponera</i> sp28	SP94	6	Hipogeica
211	<i>Hypoponera</i> sp30	SP95	4	Hipogeica
212	<i>Hypoponera</i> sp31	SP96	4	Hipogeica
213	<i>Hypoponera</i> sp33	SP97	3	Interstitial
214	<i>Neoponera bucki</i> (Borgmeier, 1927)	SP185	5	Epigeica
215	<i>Odontomachus chelififer</i> (Latreille, 1802)	SP201	8	Interstitial
216	<i>Odontomachus hastatus</i> (Fabricius, 1804)	SP202	5	Epigeica
217	<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905	SP203	3	Hipogeica
218	<i>Pachycondyla striata</i> Smith, 1858	SP204	10	Epigeica
219	<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	SP205	5	Interstitial
220	<i>Rasopone ferruginea</i> (Smith, 1858)	SP212	6	Hipogeica
221	<i>Simopelta curvata</i> (Mayr, 1887)	SP213	4	Hipogeica
Proceratiinae				
222	<i>Proceratium brasiliensis</i> Borgmeier, 1959	SP210	2	Hipogeica
Pseudomyrmecinae				
223	<i>Pseudomyrmex flavidulus</i> (Smith, 1858)	SP208	1	Hipogeica
224	<i>Pseudomyrmex</i> sp1	SP209	3	Hipogeica

APÊNDICE C

Boxplots de todas as variáveis contínuas utilizadas.

